ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 87

7

ИЮЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2002

УДК 581.821.1

© О. В. Яковлева

О ВНУТРЕННЕЙ КУТИКУЛЕ СЕМЯН ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

O. V. YAKOVLEVA. ON THE INNER CUTICLE OF ANGIOSPERMOUS SEEDS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 29.12.2001

С помощью ТЭМ изучена внутренняя кутикула диаспор 50 видов, относящихся к разным родам и семействам покрытосеменных растений. У 48 видов кутикула обнаружена между семенной кожурой и эндоспермом. Чаще всего она имеется только на поверхности клеток эндосперма или нуцеллуса, но иногда образуется и (виды *Festuca, Artemisia*)/или только (*Arabidopsis*) на внутренних клетках семенной кожуры. Проведенные исследования показали, что кутикула имеет разную толщину (от 0.11 до 6.61 мкм) и строение (выявлено 7 структурных типов). У видов с крассинуцеллятным семязачатком, не имеющих перисперма, кутикула находится на остатках клеток нуцеллуса (например, у *Alcea, Urtica, Festuca*), а у видов с тенуинуцеллятным семязачатком — на клеточных стенках эндосперма (29 видов). У растений одного и того же вида, в разных условиях, толщина кутикулы остается постоянной (*Artemisia commutata*) или существенно изменяется (*Festuca pratensis*).

Ключевые слова: эндосперм, нуцеллус, кутикула, семенная кожура, диаспоры, покрытосеменные растения.

В работах, выполненных с применением светового микроскопа (СМ), о природе внутренней кутикулы, находящейся между семенной кожурой и эндоспермом, часто ничего не говорится (Martin, Juniper, 1970; Werker, 1997). В многотомном издании «Сравнительная анатомия семян» о ней упоминают в разделе «Семенная кожура». Применение просвечивающего (трансмиссионного) электронного микроскопа (ТЭМ) дает возможность рассмотреть строение кутикулы и точно определить ее принадлежность к тем или иным клеткам. Правильное определение местоположения внутренней кутикулы в диаспорах высших растений позволит более точно решать вопросы систематики и филогении.

Материал и методика

С помощью ТЭМ изучали поперечные срезы семенной кожуры видов, перечисленных в таблице.

Изучали семена с гербарных образцов и собранные с растений в период полного созревания. Места сбора или происхождение семенного материала указаны в таблице.

Для лучшего пропитывания фиксатором семена прокалывали, надрезали или разрезали пополам и выдерживали в растворе глутаральдегида несколько суток. Далее фиксацию, обезвоживание и пропитку материала эпоксидной смолой проводили по общепринятой схеме. Ультратонкие срезы изготавливали на ультрамикротоме Ultracut-E. Срезы окрашивали (контрастировали) лимонно-кислым свинцом в течение 5 мин. Сеточки со срезами изучали в ТЭМ Tesla BS-500.

На негативах, полученных с помощью ТЭМ, определяли толщину кутикулы при помощи штангенциркуля. Для каждого вида проводили не менее 10 измерений. Полученные значения измерений пересчитывали в микрометры. Результаты измерений кутикул представлены в таблице.

Характеристика кутикулы эндосперма и нуцеллуса

Вид	Место нахождения семенного материала	Кутикула				Тип семязачатка
		на клетках эндосперма		на остатках клеток нуцеллуса		
		структурный тип	толщина, мкм	структурный тип	толщина, мкм	
Alseuosmiaceae						
Alseuosmia macrophylla A. Cunn.	LE; материал предоставлен Е. Н. Немирович-Данченко	Кутикула неравной толщины, выделяется на клеточной стенке нечетко, тип не установлен	1.73 ± 0.19	—	—	Тенуинуцеллятный, унитегмальный (Немирович-Данченко, Лобова, 1998, 2000)
Aristolochiaceae						
Asarum europaeum L.	Ленинградская обл.	—	—	Ретикулярный (тончайшая кутикула имеется и на клеточных стенках тегмена, примыкающих к эндосперму)	0.92 ± 0.66	Крассинуцеллятный, битегмальный (Вовк, Комар, 1988)
Asteraceae						
Artemisia						Унитегмальный (Коробков, 1981)
Artemisia altaiensis Krasch.	LE; Алтай (Полянская, 1937 г.)	Ретикулярный	4.39 ± 0.14	—	—	
A. arctica Less.	Залив Св. Лаврентия (материал А. А. Коробкова)	То же (кутикула имеется и на клеточных стенках интегументального тапетума, примыкающих к эндосперму)	2.44 ± 0.05	—	—	
A. caespitosa Ledeb.	LE; Алтай (сборы Шишкина, 1899 г.)	Ретикулярный	4.59 ± 0.19	—	—	
A. commutata Bess.	Алтай (материал А. А. Коробкова, 1999 г.)	» »	3.44 ± 0.42	—	—	

	LE; Верхне-Ангарск (сборы 1912 г.)	»	3.82 ± 0.13	—	—	
	LE; Канский округ (сборы 1911 г.)	»	3.79 ± 0.17	—	—	
A. pycnorhiza Ledeb.	Алтай (материал А. А. Коробкова, 1962 г.)	»	5.04 ± 0.15	—	—	
То же	LE; МНР, хр. Ихо-Богдо (сборы А. А. Юнатова, 1943 г.)	»	5.81 ± 0.28	—	—	
A. subarctica Krasch.	Якутия (материал А. А. Коробкова)	» (кутикула имеется и на клеточных стенках интегументального тапетума, примыкающих к эндосперму)	2.31 ± 0.04	—	—	
Brassicaceae						
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.	Парк БИН	Отсутствует (кутикула имеется и на клеточных стенках примыкающего к эндосперму пигментного слоя семенной кожуры)	—	—	—	Обычно тенуинуцеллятные или медиануцеллятные (Шамров, 2002), битегмальные; семенная кожура формируется из наружного интегумента (Родионова, 1992) Битегмальные (Beeckman et al., 2000)

Продолжение таблицы

Вид	Место нахождения семенного материала	Кутикула				Тип семязачатка
		на клетках эндосперма		на остатках клеток нуцеллуса		
		структурный тип	толщина, мкм	структурный тип	толщина, мкм	
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	Парк БИН	Отсутствует (кутикула выстилает изнутри внутренние периклинальные стенки клеток эндотелия, примыкающих к эндосперму)	—	—	—	
Erysimum callicarpum Lipsky	» »	Ретикулярный, кутикула электронно-плотная	0.48 ± 0.11	—	—	
E. cheiranthoides L.	Материал В. И. Дорофеева	Дендроидный	0.89 ± 0.09	—	—	
E. hieracifolium L. (*E. durum*)	То же	Ретикулярный	3.95 ± 0.22	—	—	
			Ericaceae			
Vaccinium myrtillus L.	Кольский п-ов, Пунча (сбор материала и обсчеты Э. М. Комалетдиновой)	Гомогенная	0.92 ± 0.05	—	—	Тенуинуцеллятные, унитегмальные (Черняковская, 1992)
V. uliginosum L.	То же	»	0.76 ± 0.03	—	—	
V. vitis-idaea L.	» »	»	0.71 ± 0.03	—	—	
	Ленинградская обл.	»	0.87 ± 0.36	—	—	
Oxycoccus palustris Pers.	» »	»	1.22 ± 0.32	—	—	

Goodeniaceae						
Calogyne berardiana F. Muell.	LE	Ретикулярный (кутикула имеется и на клеточных стенках интегументального тапетума, примыкающих к эндосперму)	0.11 ± 0.45	—	—	Тенуинуцеллятный, унитегмальный (Маметьева, 1987)
Goodenia pinnatifida Schlecht.	То же	Ретикулярный	1.22 ± 0.46	—	—	
Hugoniaceae						
Hugonia mystax L.	Музей БИН	Ретикулярный	0.60 ± 0.07	—	—	Крассинуцеллятный, битегмальный (Boesewinkel, Bouman, Немирович-Данченко, 2000)
Lentibulariaceae						
Utricularia						Тенуинуцеллятный, унитегмальный (Kahn, 1970)
U. bifida L.	LE	Гомогенный	1.31 ± 0.07	—	—	
Malvaceae						
Alcea angulata (Freyn) Freyn et Sint. ex Iljin	Пятигорск, научно-опытная станция БИН РАН (материал О. П. Быковой)	—	—	Ретикулярный	0.55 ± 0.04	Крассинуцеллятный, битегмальный (Плиско, 1992)

Продолжение таблицы

Вид	Место нахождения семенного материала	Кутикула				Тип семязачатка
		на клетках эндосперма		на остатках клеток нуцеллуса		
		структурный тип	толщина, мкм	структурный тип	толщина, мкм	
Alcea flavovirens (Boiss. et Buhse) Iljin	Пятигорск, научно-опытная станция БИН РАН (материал О. П. Быковой)	—	—	Ретикулярный	0.41 ± 0.22	
A. rhyticarpa (Trautv.) Iljin	То же	—	—	»	0.52 ± 0.21	
			Oxalidaceae			
Oxalis						Тенуинуцеллятный, битегмальный (Boesewinkel, Bouman, Трифонова, 2000)
Oxalis carnosa Molina	Музей БИН	Гомогенно-дендроидный	1.01 ± 0.12			Семенная кожура тестальная (Яковлева, ориг. данные)
			Paeoniaceae			
						Крассинуцеллятный, битегмальный (Федотова, 1988)
Paeonia hybrida Pall.	LE; материал предоставлен Т. А. Федотовой	Ламеллярный (кутикула имеется и на клеточных стенках тегмена, примыкающих к эндосперму)	—	—	—	
P. wittmanniana Hartwiss ex Lindl.	То же	То же	—	—	—	
			Papaveraceae			
						Крассинуцеллятный, битегмальный (Ильина, 1988)

Papaver gorodkovii Tolm. et Petrovsky	О-в Врангеля (материал Т. Г. Полозовой)	—	—	Ретикулярный (кутикула имеется и на клеточных стенках тегмена, примыкающих к эндосперму)	4.17 ± 0.11	
P. pulvinatum Tolm.	То же	Ретикулярный (кутикула имеется и на клеточных стенках тегмена, примыкающих к эндосперму)	5.64 ± 0.18	—	—	—
Plantaginaceae						
Platago cynops L.	LE	Ретикулярный	0.49 ± 0.18	—	—	Тенуинуцеллятный, унитегмальный (Савченко, 1973; Жукова, Титова, 1987)
P.loeflingii L.	LE	»	0.89 ± 0.2	—	—	
P. major L.	Ленинградская обл.	»	0.97 ± 0.24	—	—	
P. montana Huds.	LE	»	0.33 ± 0.07	—	—	
Poaceae						
Festuca altissima All.	LE; Алтай	—	—	Ретикулярный	6.61 ± 0.40	Крассинуцеллятный, битегмальный (Петрова и др., 1985)
F. pratensis Huds.	Парк БИН (почти полностью зрелые семена)	—	—	Гомогенно-ретикулярный	0.28 ± 0.04	
То же	LE; Алтай	—	—	То же	3.4 ± 0.15	
F. rubra L.	Парк БИН (почти полностью зрелые семена)	—	—	» »	0.28 ± 0.19	
F. sphagnicola B. Keller	LE; Алтай	—	—	» »	3.38 ± 0.15	
F. tschujensis Reverd.	То же	—	—	Ретикулярный	3.08 ± 0.18	

Вид	Место нахождения семенного материала	Кутикула				Тип семязачатка
		на клетках эндосперма		на остатках клеток нуцеллуса		
		структурный тип	толщина, мкм	структурный тип	толщина, мкм	
		Polygonaceae				
Oxyria digyna (L.) Hill	О-в Врангеля (сборы 1985 г.)	—	—	Ретикулярный	0.87 ± 0.47	Крассинуцеллятный, битегмальный (Федотова, 1991)
		Roridulaceae				
Roridula gorgonias Planch.	LE; материал предоставлен Т. А. Лобовой	Ретикулярный	0.94 ± 0.51	—	—	Тенуинуцеллятный, унитегмальный (Лобова, 2000)
		Rosaceae				
Sorbus aria (L.) Crantz	Киев, Ботанический сад (сборы С. В. Викулина)	Гомогенно-ретикулярный	4.02 ± 2.51	—	—	Крассинуцеллятный, битегмальный (Меликян, Бондарь, 1996)
S.aucuparia L.	Ленинградская обл.	—	—	Гомогенно-ретикулярно-дендроидный	2.77 ± 2.41	
		Rutaceae				
Citrus limon Tourn. ex Mill.		Кутикула имеется на зародыше	—	—	—	Крассинуцеллятный, битегмальный (Москалева, 1996)

Scrophulariaceae						
Veronica chamaedris L.	Ленинградская обл.	Ретикулярный	1.26 ± 0.12	—	—	Крассинуцеллятный, унитегмальный (Савченко, 1973)
Tribelaceae						
Tribeles australis Phil.	LE; материал представлен Е. Н. Немирович-Данченко	Ретикулярный	0.94 ± 0.29	—	—	Семенная кожура тестальная (Немирович-Данченко, Лобова, 1998)
Urticaceae						
Maoutia puya Wedd.	LE; материал представлен Т. И. Кравцовой	—	—	Ретикулярный	0.44 ± 0.19	Крассинуцеллятный, битегмальный (Комар, 1992)
Urtica dioica L.	Парк БИН, Ленинградская обл.	—	—	»	0.65 ± 0.31	
U. pilulifera L.	LE; материал представлен Т. И. Кравцовой	—	—	»	0.78 ± 0.25	
Viburnaceae						
Viburnum opulus L.	Ленинградская обл.	Дендроидно-альвеолярный	0.76 ± 0.91	—	—	Тенуинуцеллятный, унитегмальный (Плиско, 2000)
Viscaceae						
Viscum album L.	Киев, Ботанический сад (сборы С. В. Викулина)	Кутикула отсутствует	—	—	—	Семязачатки крайне редуцированы (Яковлева, 2000)

Результаты

У изученных видов диаспоры в основном представлены семенами, а в таких семействах, как *Asteraceae, Urticaceae, Viscaceae, Poaceae,* — плодами.

При изучении ультратонких срезов семян с помощью ТЭМ у 48 из 50 видов покрытосеменных растений между семенной кожурой и эндоспермом обнаружена внутренняя кутикула. Кутикула в этом месте отсутствовала только у *Citrus limon* и *Viscum album*. В большинстве случаев кутикула плотно примыкает к клеткам семенной кожуры (табл. I, *1—4*; II, *1—6*; III, *1, 3—6*; IV, *1—6*), однако в некоторых случаях между этими структурами имеется просвет (табл. I, *5*; III, *2*). Кутикула ровным слоем покрывает клетки, расположенные под нею, пронизана густой сетью дендритов и хорошо различима. У некоторых видов (например, *Alseuosmia macrophylla*) кутикула неравной толщины и выделяется на клеточной стенке нечетко (табл. I, *5*). О принадлежности кутикулы к клеткам, располагающимся под семенной кожурой, свидетельствуют прожилки (дендриты), отходящие от клеточных стенок и пронизывающие кутикулу.

При детальном изучении было установлено, что у одних видов кутикула находится непосредственно на клеточных стенках эндосперма (табл. I, *1—6*), у других — на остатках клеток нуцеллуса (табл. II, *1—6*; см. таблицу). В последнем случае под кутикулой лежит слой сжатых клеток, представленный в основном клеточными стенками. У некоторых видов клетки эпидермального слоя нуцеллуса сжаты слабо (например, *Alcea rhyticarpa*) или не сжаты (*Asarum europaeum*). У видов одного рода кутикула может находиться и на клетках эндосперма (*Sorbus aria, Papaver pulvinatum*), и на клетках нуцеллуса (*S. aucuparia, P. gorodkovii*). У ряда видов кутикула имеется и на клеточных стенках эндотесты (*Calogyne berardiana, Artemisia arctica, A. subarctica*) или эндотегмена (*Asarum europaeum, Paeonia hybrida, P. wittmanniana*), непосредственно граничащих с эндоспермом или нуцеллусом (табл. II, *4*; III, *3*; IV, *6*; см. таблицу). У *Arabidopsis thaliana* кутикула имелась только на клеточных стенках тегмена и отсутствовала на эндосперме, а у *Capsella bursa-pastoris* она так же отсутствовала на клетках эндосперма, но имелась на внутренней поверхности клеточных стенок эндотелия, непосредственно граничащих с эндоспермом. Кутикула, покрывающая клетки семенной кожуры, часто по плотности отличается от кутикулы эндосперма или нуцеллуса (табл. II, *4*; III, *3*).

Толщина кутикулы колеблется у изученных с помощью ТЭМ видов. Наиболее тонкая кутикула на эндосперме наблюдается у *Calogyne berardiana* (0.11 мкм), наиболее толстая — у *Artemisia pycnorhiza* (5.81 мкм). У видов с кутикулой на остатках нуцеллуса ее толщина колеблется от 0.28 мкм (*Festuca pratensis, F. rubra*) до 6.61 мкм (*F. altissima*). У видов одного рода толщина кутикулы может быть разной. У одного и того же вида толщина кутикулы в разных местах эндосперма может иметь разную толщину (табл. III, *5, 6*), об этом свидетельствуют и довольно большие значения ошибки, полученные при измерениях толщины кутикулы у ряда видов (см. таблицу). Толщина кутикулы у вида в зависимости от мест произрастания может не меняться (*Artemisia commutata*) или варьировать довольно сильно (например, *F. pratensis*) (см. таблицу).

Строение кутикулы значительно варьирует у разных видов (см. таблицу). Нами выявлено 3 основных (гомогенный, ретикулярный, ламеллярный) и 4 переходных структурных типов кутикулы независимо от того, на клетках какого типа (эндосперма или перисперма) они находятся. За основу классификации принята методика описания кутикул листа, приводимая в работе Е. А. Мирославова с соавт. (Мирославов и др., 1998).

1 — гомогенный тип — в кутикуле не наблюдается каких-либо структур (табл. III, *1*). Обнаружен на клетках эндосперма у представителей семейств *Ericaceae* и *Lentibulariaceae* (см. таблицу).

2 — гомогенно-дендроидный тип — кутикула имеет 2 слоя: в наружном отсутствуют какие-либо структуры, внутренний — пронизан электронно-плотными прожил-

ками, сгруппированными в виде пучков (табл. III, *2*). Обнаружен только на клетках эндосперма в сем. *Oxalidaceae* (см. таблицу).

3 — гомогенно-ретикулярный тип — кутикула имеет 2 слоя: наружный — гомогенный и внутренний, пронизанный сетью электронно-плотных, более или менее равномерно распределенных в слое, прожилок. Обнаружен у представителей 2 семейств: *Poaceae* (*Festuca pratensis, F. rubra, F. sphagnicola*) и *Rosaceae* (*Sorbus aria*). Толщина всей кутикулы и отдельных ее слоев варьирует у представителей одного рода (см. таблицу).

4 — гомогенно-ретикулярно-дендроидный тип состоит из 3 слоев: наружный — гомогенный, средний пронизан сетью электронно-плотных, более или менее равномерно распределенных в слое, прожилок, внутренний — пронизан электронно-плотными прожилками, сгруппированными в виде пучков. Обнаружен в сем. *Rosaceae* у вида *Sorbus aucuparia* (см. таблицу).

5 — ретикулярный тип — кутикула по всей толщине пронизана тонкими электронно-плотными прожилками (табл. III, *3—6*; IV, *1—4*). Ретикулярный тип обнаружен у 29 видов из 15 семейств (см. таблицу) и характеризуется наличием ряда модификаций. Например, у *Hugonia mystax* (эндосперм) и *Urtica pilulifera* (нуцеллус) в кутикуле наблюдаются зоны с разным расположением фибрилл: помимо сетчатого рисунка, фибриллы ориентированы параллельно поверхности клеточной стенки (табл. II, *5*; IV, *2*). У *Oxyria digyna* фибриллы образуют клетчатую структуру (табл. IV, *3*). У видов *Veronica chamaedris, Plantago montana, P. cynops* граница между клеточной стенкой и кутикулой размыта (табл. I, *2*; IV, *3, 4*). Кутикулу этих видов можно было бы охарактеризовать как ретикулярно-дендроидную.

6 — дендроидно-альвеолярный тип — в кутикуле в области, примыкающей к клеточной стенке, имеются ячейки (альвеолы), ограниченные электронно-плотными прожилками (табл. IV, *5*). Обнаружен только у *Viburnum opulus* (см. таблицу).

7 — ламеллярный тип — на электронно-плотном фоне выявляются электронно-прозрачные ламеллы, ориентированные параллельно поверхности кутикулы. Ламеллы проходят по всей толщине кутикулы (табл. IV, *6*). Обнаружен у представителей сем. *Paeoniaceae* (см. таблицу).

Обсуждение

Наличие кутикулы между семенной кожурой и эндоспермом отмечалось в литературе неоднократно (Martin, Juniper, 1970; Werker, 1997), чаще она обозначается как внутренняя и о ее природе ничего не говорится. Иногда кутикула изображается на рисунках, но в тексте о ней не упоминается (Werker, 1997). В некоторых случаях принадлежность кутикулы точно определена (Плиско, 2000). Иногда наличие кутикулы, отмечаемое на эндосперме, с помощью ТЭМ не подтверждается. В частности, это касается *Viscum album*, у которого кутикула отсутствует на эндосперме, однако в литературе имеются данные, что у видов этого рода клетки эндосперма кутинизированы и покрыты восковым налетом (Яковлева, 2000). Есть случаи, когда внутреннюю кутикулу относят к клеткам эндотесты. Так, например, Е. Н. Немирович-Данченко и Т. А. Лобова (1998, 2000) отмечают наличие толстой внутренней кутикулы у эндотесты *Alseuosmia* (*Alseuosmiaceae*) и *Tribeles* (*Tribelaceae*). То же можно сказать и о *Roridula gorgonias* Planch. (Лобова, 2000). Проведенные электронно-микроскопические исследования показывают отсутствие кутикулы у клеток эндотесты и наличие ее на наружных клеточных стенках эндосперма. У *Alseuosmia* кутикула неравномерна по своей толщине, напротив, у *Tribeles* кутикула ровным слоем покрывает клетки эндосперма (см. таблицу). Как указывалось выше, о принадлежности кутикулы к тому или иному типу клеток позволяют судить выросты клеточных стенок (в случае гомогенной кутикулы) или сеть прожилок, отходящих от них (табл. I—IV).

Относительно судьбы кутикулы на клеточных стенках нуцеллуса в одних источниках говорится, что она уже имеется на ранних стадиях развития крассинуцеллятных семязачатков и по мере их созревания разрушается вместе с клетками нуцеллуса (*Scrophulariaceae, Labiatae, Campanulaceae, Compositae* и др.) (Савченко, 1973). По другим данным, кутикула нуцеллуса сохраняется в зрелых семенах, например, у представителей сем. *Geraniaceae* (Boesewinkel, Been, 1979). Встречаются также и противоречивые данные. Например, говорится, что нуцеллус в процессе развития семени *Urtica dioica* L. облитерируется полностью (Комар, 1992). Однако по данным Т. И. Кравцовой (1993), нуцеллус у этого вида на стадии, когда зародыш достигает ¾ своего окончательного размера, представлен одним слоем клеток и отделен от семенной кожуры довольно толстой кутикулой. К сожалению, далее ни о судьбе нуцеллуса, ни о кутикуле в тексте не упоминается, хотя на рисунках, относящихся к более поздним стадиям, кутикула изображается. Электронно-микроскопические исследования показывают наличие кутикулы на остатках клеток нуцеллуса у вполне зрелых плодов *U. dioica* (Яковлева, ориг. данные; см. таблицу). Приведу еще несколько примеров. Согласно литературным данным, перисперм у представителей сем. *Malvaceae*, как правило, отсутствует, но у некоторых видов он сохраняется в незначительной степени (Плиско, 1992) и на нем имеется кутикула (Werker, 1997). Согласно оригинальным данным по строению эндосперма, у видов рода *Alcea* имеются остатки клеток нуцеллуса в виде слоя плотно прижатых друг к другу клеточных стенок и кутикулы поверх них. У представителей сем. *Poaceae* описывается внутренний кутикулярный слой, который появляется при разрушении внутреннего слоя внутреннего интегумента и его кутикула сливается с кутикулой эпидермы нуцеллуса (Николаевская, Петрова, 1989). С помощью ТЭМ мне удалось различить границу между кутикулой, относящейся к клеткам внутренней эпидермы внутреннего интегумента, и кутикулой эпидермальных клеток нуцеллуса. Согласно электронно-микроскопическим данным, основная масса кутикулы относится к остаткам клеток нуцеллуса, в них хорошо видна сеть дендритов (табл. II, *3, 4*).

Образование внутренней кутикулы не связано с типом развития эндосперма (нуклеарного или целлюлярного). Сопоставление с данными, приведенными в многотомных изданиях «Сравнительная эмбриология цветковых растений» и «Сравнительная анатомия семян», показало, что кутикула на поверхности эндосперма встречается преимущественно у видов с тенуинуцеллятным семязачатком. В эту группу вошли виды с одним интегументом (см. таблицу) и только один вид, относящийся к сем. *Oxalidaceae*, в котором отмечаются семязачатки с 2 интегументами. Однако у исследованного нами вида *Oxalis carnosa* мы обнаружили семенную кожуру, состоящую из 1—2 слоев клеток и, вероятно, образованную только одним интегументом. Семенная кожура у исследованных видов с тенуинуцеллятными семязачатками в основном состоит из небольшого количества слоев клеток с преобладанием в эпидерме слизесодержащих клеток (виды семейств *Brassicaceae, Ericaceae, Goodeniaceae, Plantaginaceae, Roridulaceae, Scrophulariaceae* и *Asteraceae* — со слизевыми клетками в экзокарпии). Кутикула на остатках клеток нуцеллуса отмечена преимущественно у видов с крассинуцеллятным семязачатком. Сюда относятся виды с двумя интегументами (см. таблицу). Эта группа видов является гетерогенной и более разнообразной по особенностям строения кутикулы, чем предыдущая. Например, в семействах *Papaveraceae* и *Rosaceae* у одного вида кутикула присутствовала на остатках клеток нуцеллуса, а у другого на эндосперме. У представителей сем. *Urticaceae* семенная кожура почти разрушена и представлена тонким слоем сильно сжатых клеток. У видов семейств *Paeoniaceae* и *Hugoniaceae* не обнаружено остатков нуцеллуса, и кутикула, по всей видимости, находится на клетках эндосперма. У представителей этой группы крайне редко встречаются слизесодержащие клетки в покровах диаспор. Они имеются только у видов родов *Sorbus* (экзотеста), *Alcea* (теста: Яковлева, Быкова, 2000), *Urtica* (экзокарпий: Яковлева, Кравцова, 1999), *Maoutia* (экзокарпий). Существует мнение (Имс, 1964; Никитичева, 1994), что массивный нуцеллус представляет собой исходный тип нуцеллуса и встречается у представителей более примитивных семейств с битегмальными семязачатками. Низшие двудольные и однодольные имеют в основном крассинуцеллятные битегмальные семязачатки, а спайнолепестные двудольные — тенуинуцеллятные и унитегмальные. В обоих случаях имеется много исключений (Имс, 1964).

У 15 из исследованных видов кутикула встречается на остатках клеток нуцеллуса, у 30 — на эндосперме. У 8 видов кутикула обнаружена и на наружной поверхности клеточных стенок клеток эндотесты (*Calogyne berardiana, Artemisia arctica, A. subarctica*), эндотегмена (*Asarum europaeum*) или остатках внутреннего интегумента (*Paeonia hybrida, P. wittmanniana*). У 2 видов кутикула отсутствовала на клеточных стенках эндосперма, но в то же время она имелась на наружной поверхности клеточных стенок клеток эндотелия у *Arabidopsis thaliana* и на внутренней поверхности клеточных стенок эндотелия *Capsella bursa-pastoris*, непосредственно граничащих с эндоспермом. Только у 2 видов (*Citrus limon* и *Viscum album*) кутикула отсутствовала и на клетках эндосперма, и на примыкающих к нему клетках. Этот факт дает право предположить, что наличие кутикулы между покровами диаспор и эндоспермом имеет большое значение для растений. Можно предположить, что основной функцией кутикулы является защитная. Кутикула защищает эндосперм и зародыш от высыхания, так как обычно то, что находится выше кутикулы, при созревании семени засыхает. У видов с сочными диаспорами и с сильной редукцией семязачатков, например *Viscum album*, кутикула, отсутствуя на эндосперме, имеется на поверхности плода (Яковлева, 2000). Кутикула может являться и барьером, который регулирует транспирацию и газообмен (Martin, Juniper, 1970); может играть направляющую роль, канализируя и регулируя потоки физиологически активных веществ. Возможно, что сама кутикула, представленная разными структурными типами, участвует в создании разных типов покоя семян. У большинства изученных мною видов встречен ретикулярный тип кутикулы, а семенная кожура редуцирована до нескольких слоев клеток (в построении участвует 1 интегумент). В пределах этих же семейств отмечается, согласно терминологии М. Г. Николаевой (Николаева и др., 1985; Николаева, 1988), эндогенный неглубокий физиологический покой (тип В1). Он проявляется в пониженной ростовой способности зародышей, обусловленной окружающими покровами, которые затрудняют газообмен (особенно поступление кислорода) (Николаева и др., 1988). У видов с гомогенной кутикулой (*Ericaceae, Lentibulariaceae*) или большим числом покровов (перикарпий, семенная кожура, сформированная обоими интегументами, а также остатки нуцеллуса — *Aristolochiaceae*) отмечается более глубокий эндогенный или комбинированный тип покоя (Б — В2 (В3)).

Заключение

Применение трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) при изучении диаспор покрытосеменных растений показало, что внутренняя кутикула в основном является производным клеток нуцеллуса или эндосперма. Однако в ряде случаев она состоит из кутикулы, покрывающей клетки эндотесты, или эндотегмена и эндосперма или нуцеллуса. У 2 видов (*Citrus limon* и *Viscum album*) внутренняя кутикула полностью отсутствовала. У *Arabidopsis thaliana* она имелась только на наружной поверхности внутренних клеток тегмена, описываемых как пигментные или эндотелий. То же отмечает и Т. Beeckman с соавт. (Beeckman et al., 2000). У *Capsella bursa-pastoris* кутикула выстилает изнутри внутренние периклинальные клеточные стенки клеток эндотелия, непосредственно примыкающие к эндосперму. Применение ТЭМ позволило также выявить структуру кутикул. Оказалось, что она не строго видоспецифична и одни и те же типы встречаются у видов родов, относящихся к разным семействам. Толщина кутикулы различна у видов одного рода в разных ее местах и может зависеть от условий произрастания вида.

Внутренняя кутикула, вероятно, играет существенную роль в обеспечении жизнеспособности эндосперма и зародыша и создании условий функционирования эндосперма.

Обнаружено, что кутикула на клетках нуцеллуса преимущественно встречается у видов с крассинуцеллятным семязачатком, а у видов с тенуинуцеллятным семязачатком кутикула находится на клетках эндосперма. В обеих группах имеются исключения, но их больше среди видов с крассинуцеллятными семязачатками. У изученных мною видов клетки нуцеллуса в большинстве случаев были пустыми и сжатыми и число их слоев не превышало 3—4. Это говорит о том, что содержимое клеток нуцеллуса расходуется при росте семязачатков, но сами клетки не разрушаются. Вероятно, этот тип нуцеллуса у изученных видов можно рассматривать как транзиторный (Шамров, 1997). Транзиторный нуцеллус встречен в семействах, в которых имеется крассинуцеллятный семязачаток, но отсутствует перисперм (см. «Сравнительную анатомию семян»). Известно, что наличие перисперма в семени рассматривается как примитивный признак (Имс, 1964; Никитичева, 1994; Шамров, 1997). Большинство изученных видов с транзиторным нуцеллусом относится к семействам, занимающим в системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997) ключевые позиции. Выделяются в этом плане семейства *Malvaceae* и *Urticaceae*, которые занимают заключающую позицию в своих порядках. Семейства с видами, имеющими эндосперм и тенуинуцеллятные семязачатки, в основном занимают среднее положение в порядках.

Удивительно, что у видов, имеющих остатки нуцеллуса, отсутствует четкая граница между клетками нуцеллуса и эндосперма. При изучении семян с помощью ТЭМ видно, что клетки эндосперма являются продолжением нуцеллуса, клеточные стенки одних плавно переходят в другие.

Благодарности

В статье использованы данные, полученные при выполнении проектов Российского фонда фундаментальных исследований № 96-04-50813 (руководитель Е. Н. Немирович-Данченко) (сем. *Alseuosmiaceae, Roridulaceae, Tribelaceae*) и № 99-04-49690 (руководитель Т. А. Федотова) (сем. *Lentibulariaceae, Plantaginaceae*) «Сравнительная анатомия семян», а также проекта № 00-04-48561 «Выявление основных направлений и ключевых этапов эволюции слизепроизводящих и терпеноидогенных клеток в составе секреторных структур высших растений в связи с возможной общностью их происхождения» (руководитель О. В. Яковлева). Фотоработы выполнены инженером Л. М. Ротенфельд. Помощь в оформлении статьи оказал А. Ю. Яковлев. Автор выражает глубокую благодарность всем сотрудникам Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, предоставившим семенной материал для исследования, а также Г. Я. Жуковой, И. И. Шамрову, Т. И. Кравцовой, Н. К. Котеевой, Г. Е. Титовой, А. Е. Васильеву за участие в обсуждении полученных результатов и критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вовк А. Г., Комар Г. А. Сем. *Aristolochiaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Magnoliidae, Ranunculidae.* Л., 1988. Т. 2. С. 105—111.

Жукова Г. Я., Титова Г. Е. Семейство *Plantaginaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae — Asteraceae.* Л., 1987. С. 278—283.

Ильина Г. М. Семейство *Papaveraceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Magnoliidae, Ranunculidae.* Л., 1988. Т. 2. С. 208—221.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Комар Г. А. Семейство *Urticaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. СПб., 1992. Т. 4. С. 377—379.

Коробков А. А. Полыни Северо-Востока СССР. Л., 1981. 120 с.

Кравцова Т. И. Формирование покровов плода и семени у *Urtica dioica* и *Urtica cannabina* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 52—65.

Лобова Т. А. Сем. *Roridulaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae* II. СПб., 2000. Т. 6. С. 289—294.

Маметьева Т. Б. Семейство *Goodeniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae — Asteraceae.* Л., 1987. С. 313—316.

Меликян А. П., Бондарь Н. А. Семейство *Rosaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae* I. СПб., 1996. Т. 5. С. 102—123.

Москалева Г. И. Семейство *Rutaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae* I. СПб., 1996. Т. 5. С. 361—376.

Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Котеева Н. К. Структура кутикулы растений Заполярья // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 74—82.

Немирович-Данченко Е. Н., Лобова Т. А. Строение семенной кожуры некоторых представителей порядка *Hydrangeales* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 1—9.

Немирович-Данченко Е. Н., Лобова Т. А. Семейство *Alseuosmiaceae*. Семейство *Tribelaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae* II. СПб., 2000. С. 267—270, 274—276.

Никитичева З. И. Нуцеллус (мегаспорангий) // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 134—139.

Николаева М. Г. Особенности прорастания семян растений из подклассов *Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae* и *Hamamelididae* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 508—521.

Николаевская Т. С., Петрова Л. Р. Структура перикарпия зерновки и цветковых чешуй злаков. Л., 1989. 86 с.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука. 1985. 348 с.

Петрова Л. Р., Федотова Т. А., Николаевская Т. С. Семейство *Poaceae* // Сравнительная анатомия семян. Однодольные. Л., 1985. Т. 1. С. 192—205.

Плиско М. А. Семейство *Malvaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. СПб., 1992. Т. 4. С. 325—363.

Плиско М. А. Семейство *Caprifoliaceae*. Семейство *Viburnaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae* II. СПб., 2000. Т. 6. С. 367—378, 378—383.

Родионова Г. Б. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. СПб., 1992. Т. 4. С. 191—201.

Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 108 с.

Федотова Т. А. Семейство *Paeoniaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Magnoliidae, Ranunculidae*. Л., 1988. Т. 2. С. 195—207.

Федотова Т. А. Семейство *Polygonaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Caryophyllidae — Dilleniidae*. Л., 1991. Т. 2. С. 83—94.

Черняковская Е. Ф. Семейство *Ericaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. СПб., 1992. Т. 4. С. 25—35.

Шамров И. И. Перисперм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Семя. СПб., 1997. Т. 2. С. 291—293.

Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) в связи с особым способом формирования эндотелия // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 1—18.

Яковлева О. В. Семейство *Viscaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. С. 174—179.

Яковлева О. В., Быкова О. П. Ультраструктурная характеристика слизи слизевых клеток некоторых видов рода *Alcea* L. // Раст. рес. 2000. Т. 36. Вып. 3. С. 1—8.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Beeckman T., Rycke de R., Viane R., Inze D. Histological study of seed coat development in *Arabidopsis thaliana* // J. plant res. 2000. Vol. 113. P. 139—148.

Boesewinkel F. D., Been W. Development of ovule and testa of *Geranium pratense* L. and some other representatives of the *Ceraniaceae* // Acta Bot. Neerl. 1979. Vol. 28. N 4/5. P. 335—348.

Boesewinkel F. D., Bouman F., Немирович-Данченко Е. Н. Сем. *Hugoniaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae* II. СПб., 2000. Т. 6. С. 9—10.

Boesewinkel F. D., Bouman F., Трифонова В. И. Сем. *Oxalidaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae* II. СПб., 2000. Т. 6. С. 21—24.

Kahn R. Lentibulariaceae // Bull. Indian nat. Sci. Akad. 1970. N 41. P. 290—297.

Martin J. T., Juniper B. E. The cuticle of plants. London, 1970. 347 p.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997. 643 p.

Werker E. Seed anatomy. Berlin; Stuttgart, 1997. 424 p.

SUMMARY

The inner cuticle of seeds has been studied for 50 plant species belonging to different angiospermous genera and families by means of TEM. In 48 species the cuticle is found between the testa and the endosperm. Published sources do not elucidate the origin of this cuticle. In the studied species the cuticle is mostly present only on the surface of the endosperm or the nucellus cells. In some genera the cuticle is present also on the inner testa cells (species of *Festuca, Artemisia*), or only on these cells (*Arabidopsis*). Our study has shown the cuticle to have different thickness (from 0.11 to 6.61 μ) and structure (7 structure types). It is found, that in the species with crassinucellate ovule and no perisperm the cuticle is located on remains of the nucellus (e. g., *Alcea, Urtica, Festuca*), and in the species with tenuinucellate ovule it is located on the endosperm cell walls (29 species). In plants of the same species grown under different conditions the cuticle thickness may either remain constant (*Artemisia commutata*), or vary significantly (*Festuca pratensis*).

УДК 581.9 (4)

© Л. И. Малышев

МОДЕЛИРОВАНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО ДЕЛЕНИЯ ЕВРОПЫ С ПОМОЩЬЮ КЛАСТЕРНОГО АНАЛИЗА

L. I. MALYSHEV. MODELING OF FLORISTIC DIVISION OF EUROPE BY CLUSTER ANALYSIS

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 230-19-86
E-mail 'Malyshev'
<root@botgard.nsk.su>

Окончательный вариант получен 15.02.2002

Территория Европы разделена на 39 базовых флористических выделов [БФВ], для которых по «Flora Europaea» (1964—1993) представлены данные о составе видов, родов и семейств (исключая заносные и вымершие растения и виды с сомнительным нахождением). Для моделирования флористического районирования составлены дендрограммы со связыванием по методу Уорда (Ward, 1963). Получено районирование статического типа по видовому составу на основе индекса сходства Отиаи (Ochiai, 1957). Оно включает 2 области, 5 подобластей и 15 провинций. Вспомогательное значение имеют ретроспективные флорогенетические деления на основе весового учета (1) числа видов в отдельных родах и (2) числа родов в отдельных семействах БФВ. Рельефные диаграммы показывают преобладание автохтонной либо аллохтонной тенденции в эволюции флоры отдельных БФВ по видовому богатству родов и по родовому богатству семейств (%).

Ключевые слова: индекс Отиаи, кластерный анализ, моделирование, флора Европы, флористическое деление, таксономическая оригинальность, сосудистые растения.

Карта флористического деления обычно показывает закономерности пространственного биологического разнообразия в обозримой целостности. При этом схема флористического деления не отражает естественной системы в таксономической классификации растений и может варьировать в зависимости от целей и методов флористического районирования (Толмачев, 1974). Флористическая классификация может быть дивергентной (разделяющей) либо конвергентной (агломеративной). Дивергентное деление создается последовательным выделением более низких иерархических рангов. Оно является или контрастным, т. е. основанным на оценке эндемичных таксонов, или гармоническим, связанным с комплексом хорологических признаков, таких как влажность климата, гористость местности и пр. В отличие от дивергентного конвергентное районирование конструируется последовательным объединением базовых (элементарных) флористических выделов. Оно может быть либо статическим, связанным с современным таксономическим составом на уровне вида, либо ретроспективным (т. е. флорогенетическим или филогенетическим), основанным на таксономической структуре флоры по родо-видовым и семейственно-родовым спектрам (Малышев, 1999). Терминам контрастное и гармоническое районирование соответствуют монотетическая и политетическая группы в классификации по нумерической таксономии (Sneath, Sokal, 1973; Hengeveld, 1990).

В контрастных делениях Земли, флора Европы относится к Бореальному или Голарктическому царству (Голарктика). На схеме R. Good (1974) Европа включает флористические области: Арктическо-Субарктическую, Евро-Сибирскую, Западно- и Центрально-Азиатскую (на юго-востоке), Средиземноморскую, Макаронезийскую (северная часть). Вместе они объединяют 12 провинций. При этом Арктическая и Субарктическая области включают Евро-Азиатскую провинцию. Европейская подобласть Евро-Сибирской области объединяет провинции: Западная Европа, Центральная Европа, Скандинавия, Россия, бассейн Дуная, Европейская альпийская, Кавказ. Средиземноморская область содержит провинции: Лузитания и западные средиземноморские побережья и острова, Восточные северные средиземноморские побережья и острова. Наконец, Макаронезийская область в пределах Европы включает Азорскую провинцию. Европа соединена с Азией посредством Кавказской провинции, которую некоторые авторы относят к Европе, но не к Азии.

А. Л. Тахтаджян (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) различает в Европе 3 области и 15 провинций. При этом Циркумбореальная область включает провинции: Арктическую, Атлантическую европейскую, Центральную европейскую, Иллирийскую (Балканскую), Евксинскую (Западный Кавказ и сопредельные северо-западные территории), Кавказскую, Восточно-Европейскую, Северо-Европейскую. Макаронезийская область включает Азорскую провинцию. Наконец, Средиземноморская область объединяет провинции: Иберийскую, Балеарскую, Лигурийско-Тирренскую, Адриатическую, Восточно-Средиземноморскую и Крымско-Новороссийскую.

В европейской части бывшего Советского Союза Ан.А. Федоров (1979) различал 2 флористические области: Северо-Голарктическую и Южно-Голарктическую. В Северо-Голарктическую область он включал подобласти: Евро-Сибирскую (с провинциями: Арктической, Европейской, Западно-Сибирской) и Восточно-Азиатскую с Арало-Каспийской провинцией в Европе. Южно-Голарктическая область содержит Крымско-Новороссийскую провинцию в составе Средиземноморской подобласти. Все 5 провинций в целом включают лишь 7 флористических районов. Это число районов выглядит несоразмерно малым относительно числа провинций.

Весьма обстоятельным является гармоническое деление нетропической Евразии по H. Meusel и E. Jäger (1992). Европа (без Кавказа) охватывает 5 областей и меньшую часть Туранской области. Некоторые из них разделены на подобласти и далее на группы провинций («надпровинции» или «мегапровинции» других авторов), а некоторые провинции подразделены на подпровинции. Видимо, ранг провинции преувеличен в этом районировании, по крайней мере в некоторых случаях:

Циркумарктическая область.
    Провинции: Лапландия, Самоедов, Новая Земля.
Циркумбореальная область.
    Северо-Европейская и Западно-Сибирская подобласти.
    Провинции: Бореальная атлантическая, Скандинавская, Бореальная русская.
Средне-Европейская область.
    Номинальная подобласть — Средне-Европейская.
    Провинции: Атлантическая, Субатлантическая, Центрально-Европейская.
    Альпийская подобласть.
    Провинции: Северная, Центрально-альпийская, Южно-альпийская, Западно-альпийская.
    Карпатская подобласть.
    Провинции: Северо-западная Карпатская, Северо-Карпатская, Восточно-Карпатская.
Макаронезийско-Средиземноморская область.
    Макаронезийская подобласть.
    Азорская провинция.
    Средиземноморская подобласть: 11 провинций.
    Субсредиземноморская подобласть: в Европе — 18 провинций.
Понтическо-Южносибирская область.
    Провинции: Паннонская (или Австро-Венгерская), Дунайская, Трансильванская, Понтийская (севернее Черного моря), Южносибирская (меньшая часть).
Туранская область.
    Провинция Арало-Каспийская (северо-западная часть).

В гармоническом делении Арктической флористической области Б. А. Юрцев (Юрцев и др., 1978; Yurtsev, 1994) обозначил только Европейско-Западносибирскую провинцию, подразделенную на подпровинции: Канино-Печерскую, Уральско-Новоземельскую и Свальбард (или Шпицберген), наряду с Ямало-Гыданской подпровинцией в Западной Сибири.

Приведенные выше дивергентные деления (контрастные или гармонические) зависят от компетенции и здравого смысла авторов, так как полагаются на ограниченный набор важных критериев. Поэтому схемы отражают в основном субъективные (интуитивные) оценки. Более того, контрастное деление показывает в действительности сегрегацию эндемичных растений, но не деление флоры в целом. В противоположность этому, преимущество конвергентных делений обусловлено оценкой всего набора составляющих флору таксонов. При этом кластерный анализ таксономической структуры или же видового состава флоры позволяет получить дендрограммы, пригодные для флористического деления и исключающие спекулятивный подход к проблеме. Но и в этом случае остается субъективным выбор более информативного индекса флористического сходства—различия, наряду с опциями при выборе метода кластеризации и в самой расшифровке (интерпретации) дендрограмм.

Предлагаемая статья — это пробная попытка построить флористическое деление конвергентного типа как антитезу традиционным дивергентным схемам для Европы. Краткое изложение концепции было опубликовано раньше (Малышев, 2000 : 30—33).

Материал и методы

Исследование охватывает Европу, включая о-в Крит, но без Кавказа. Территория разделена на 39 базовых флористических выделов (БФВ), соответствующих делению в 5-томной сводке «Flora Europaea» (1964—1993). В большинстве случаев эти выделы совпадают со странами, но некоторые большие острова и архипелаги рассматриваются отдельно, тогда как бывший СССР, обозначенный как Россия, подразделен на 6 ботанико-географических единиц. Европа в целом охватывает около 10 400 тыс. км^2. Размер отдельных выделов и их флористическое богатство варьируют значительно.

Приуроченность многих БФВ к административным контурам государств может несколько «огрубить» полученную в результате схему флористического районирования. В этом отношении более корректные результаты могло бы дать применение для флористического анализа единиц физико-географического деления в качестве БФВ. Современное административное деление Европы исторически складывалось в связи с особенностями местной физико-географической обстановки, влиявшей на формирование этноса (народонаселения), и его экономических особенностей, которые изначально были обусловлены теми же природными факторами.

Данные о видовом составе для каждого из 39 БФВ обобщены по «Flora Europaea» (1964—1993). Флору в целом составляет 10 763 вида туземных (или аборигенных) сосудистых растений, 1323 рода, 171 семейство. При этом учтены также растения сомнительного статуса как предположительно туземные, но исключены из рассмотрения натурализовавшиеся иноземные виды, также вымершие растения и виды с сомнительным нахождением в конкретных выделах. Несколько отличающиеся числа ранее обнародовал D. A. Webb (1978), а именно 11 047 пронумерованных видов, включая 10 200 туземных для Европы.

Общее число видов на отдельных территориях варьирует от 185 до 4569 (см. таблицу). Видовое богатство обычно выше в горных и южных территориях, как было недавно показано в статистическом обзоре карт из «Atlas Florae Europaea» (Lahti, Lampinen, 1999).

Сходство видового состава в БФВ мы оцениваем индексом Отиаи (I_{OCH}) (Ochiai, 1957; Barkman, 1958; Малышев, 1999):

$$I_{\mathrm{OCH}} = a/\sqrt{(a+b)(a+c)},$$

где a — число видов общих для 2 территорий, b и c — число видов, специфичных для 1-й и 2-й территории соответственно. Эта формула определяет среднее геомет-

Количественные данные для базовых флористических выделов Европы

Базовый район и акроним	Абс. число			OR_SG	OR_GF	Весовое число видов (промилле)		
	видов	родов	семейств			*Rubus*	*Alchemilla*	*Hieracium*
Албания (AL)	2709	750	136	−2.93	3.06	2.5	2.9	14.4
Австрия (AU)	2760	668	131	18.10	−0.71	18.1	17.3	48.9
Азорские о-ва (AZ)	510	288	96	−19.86	−21.45	3.9	0	0
Бельгия (BE)	1422	519	123	−2.50	−13.71	40.0	4.9	8.4
Балеарские о-ва (BL)	1224	533	118	−24.55	−1.53	3.2	0	2.4
Британия (BR)	1606	549	126	0.18	−13.02	36.7	6.8	23.6
Болгария (BU)	3232	806	143	1.48	−0.05	4.6	6.1	18.2
Корсика (CO)	1947	664	134	−14.86	−6.18	1.5	2.0	13.8
Крит (CR)	1608	611	122	−20.00	5.04	1.2	0	1.8
Чехия, Словакия (CZ)	2423	654	128	10.17	1.96	21.8	11.9	40.8
Дания (DA)	1205	462	113	0.10	−6.97	26.5	7.4	19.0
Фарерские о-ва (FA)	353	175	66	−5.88	13.00	2.8	11.3	22.6
Финляндия (FE)	1178	422	108	11.44	−6.47	4.2	14.4	31.4
Франция (GA)	4169	921	153	2.00	−0.62	13.9	12.9	37.1
Германия (GE)	2448	653	131	11.33	−3.02	24.5	19.2	45.7
Греция (GR)	3803	863	144	4.92	5.20	1.3	2.3	10.5
Ирландия (HB)	1049	422	108	0.55	−6.47	34.3	4.7	18.1
Швейцария (HE)	2488	653	133	12.76	−6.31	19.6	24.5	52.6
Нидерланды (HO)	1283	493	120	−4.30	−13.69	34.2	3.9	13.2
Испания (HS)	4585	996	155	−3.35	4.43	3.4	4.5	15.4
Венгрия (HU)	2073	624	125	3.40	2.19	24.6	3.8	27.0
Исландия (IS)	484	209	71	10.53	13.83	2.0	16.5	43.3
Италия (IT)	4518	977	155	−1.11	2.58	4.2	8.6	30.7
Югославия (JU)	4357	930	153	4.49	0.35	5.0	7.1	27.0
Португалия (LU)	2338	739	139	−16.09	−2.91	8.1	0.4	5.1
Норвегия (NO)	1352	456	117	12.81	−16.58	8.1	11.0	34.7
Польша (PO)	2084	602	126	9.79	−3.07	19.6	14.8	32.6
Румыния (RM)	3024	754	135	6.89	5.03	11.5	6.6	30.0
Северная Россия (RSN)	1260	432	108	14.11	−4.00	5.5	16.6	26.1
Балтика (RSB)	1257	479	114	−1.54	−5.10	5.5	15.9	27.0
Центральная Россия (RSC)	2038	607	122	6.40	4.41	4.4	12.2	22.0
Юго-Запад СССР (RSW)	2547	697	128	4.19	9.00	4.7	5.1	22.7
Крым (RSK)	1887	632	119	−8.54	12.84	2.6	5.3	7.4
Юго-Восточная Россия (RSE)	1950	638	120	−6.81	12.14	1.5	1.0	3.5
Сардиния (SA)	1790	650	132	−20.27	−5.14	1.1	0	7.8
Свальбард (SB)	185	83	33	−43.78	76.58	5.4	10.8	0
Сицилия (SI)	2134	723	132	−22.21	5.46	1.8	0	2.8
Швеция (SU)	1547	503	118	10.58	−7.59	12.2	12.9	33.6
Западная Турция (TU)	1754	620	118	−12.88	12.71	2.8	0	6.2

Примечание. OR_SG — оригинальность видового состава родов (%); OR_GF — оригинальность родового состава семейств (%).

рическое сходство видового состава 2 территорий и тем самым учитывает возможное количественное неравенство видового богатства.

Родовую структуру различных БФВ представляют родо-видовые спектры. При этом богатство каждого рода оценивается отношением числа видов в нем к общему количеству видов в данном БФВ. Следовательно, различные роды взвешиваются их видовым богатством. Таким же образом в семейственно-родовых спектрах принята оценка семейств по богатству родами. Различия между БФВ измеряются эвклидовыми расстояниями между родо-видовыми или семейственно-родовыми спектрами.

Принят метод Уорда (Ward, 1963; Anderberg, 1973; Ольдендерфер, Блэшфильд, 1989) для кластерного анализа матриц по индексам сходства в случае флористических списков и по эвклидовым расстояниям в случае таксономических спектров.

Оригинальность видового состава родов ($\mathrm{O}R\_S\mathrm{G}$) в отдельных БФВ оценивается в процентах по разнице между реальным числом видов (SP) и ожидаемым (SP′) по формуле (Malyshev, 1991)

$$\mathrm{O}R\_S\mathrm{G} = (\mathrm{SP} - S\mathrm{P}') \cdot 100 \,/\, \mathrm{SP}.$$

Таким образом, оригинальность семейств по родовому составу ($\mathrm{O}R\_G\mathrm{F}$) оценивается в процентах по разнице между реальным числом родов в семействах (GE) и ожидаемым ($G\mathrm{E}'$):

$$\mathrm{O}R\_G\mathrm{F} = (\mathrm{GE} - \mathrm{GE}') \cdot 100 \,/\, \mathrm{GE}.$$

При этом ожидаемые числа видов в родах (SP′) и родов в семействах (GE′) вычисляются по линейной регрессии между родами и видами или между семействами и родами (см. ниже).

Результаты и обсуждение

Статическое флористическое деление на основе видового состава

Дендрограмма сходства видового состава по индексу Отиаи (I_{OCH}) показывает 2 кластера (I и II), которые разделены на подкластеры (А—Е), состоящие из кластероидов (1—15) (рис. 1). На следующей схеме максимальное расстояние (100%) условно присвоено рангу флористических областей, расстояние 51—35 % — рангу подобластей и 22—13 % — рангу провинций (рис. 2):

I. Арктическо-Бореальная флористическая область (100 %).
  А. Арктическая подобласть (41 %).
  1. Арктическая провинция Свальбард, или Шпицберген (22 %).
  2. Исландско-Фарерская субарктическая провинция (22 %).
  Б. Бореальная подобласть (41 %).
  3. Атлантическая бореальная провинция (22 %).
  4. Скандинавская бореальная провинция (22 %).
  В. Гемибореальная подобласть (51 %).
  5. Альпийская гемибореальная провинция (13 %).
  6. Средне-Европейская гемибореальная провинция (13 %).
  7. Восточно-Европейская гемибореальная провинция (19 %).
II. Средиземноморская флористическая область (100 %).
  Г. Западно-Средиземноморская подобласть (35 %).
  8. Азорская провинция (22 %).
  9. Иберийская провинция (18 %).
  10. Французско-Апеннинская провинция (18 %).
  11. Приморская средиземноморская провинция (15 %).
  12. Критская провинция (15 %).
  Д. Восточно-Средиземноморская подобласть (35 %).
  13. Балканская провинция (15 %).
  14. Западно-Турецкая провинция (12.5 %).
  15. Крымская провинция (12.5 %).

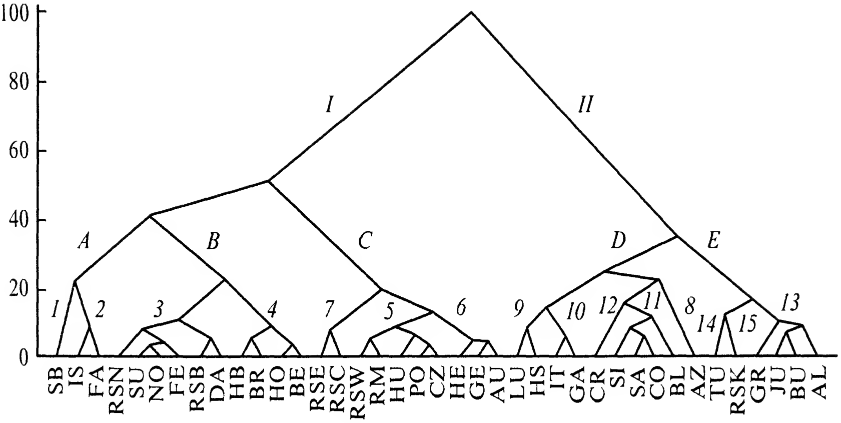


Рис. 1. Дендрограмма базовых флористических выделов по индексам Отиаи для видового сходства.

I—II — области, *A—E* — подобласти, *1—15* — провинции. Здесь и на рис. 2—5, 7—12, 14 пояснение акронимов БФВ дано в таблице.

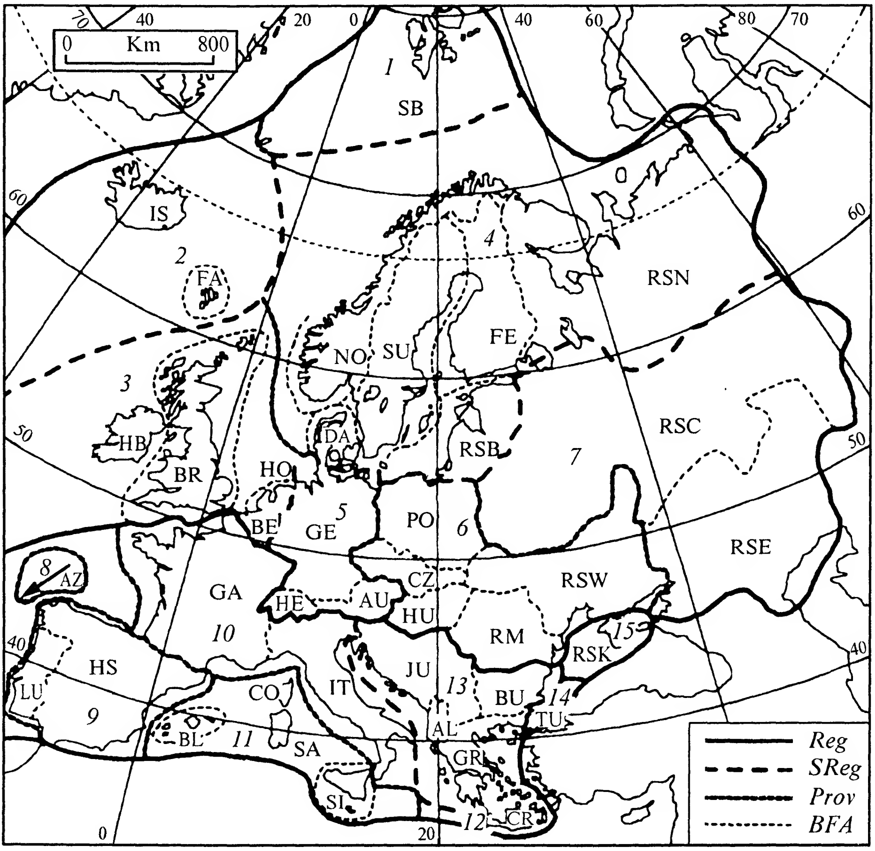


Рис. 2. Карта статического флористического деления на основе индекса Отиаи для видового сходства.

Здесь и на рис. 4, 12: *Reg* — границы областей, *SReg* — подобластей, *Prov* — провинций, *BFA* — базовых флористических выделов. Провинции: *1* — Свальбард арктическая, *2* — Исландско-Фарерская субарктическая, *3* — Атлантическая бореальная, *4* — Скандинавская бореальная, *5* — Альпийская гемибореальная, *6* — Средне-Европейская гемибореальная, *7* — Восточно-Европейская гемибореальная, *8* — Азорская, *9* — Иберийская, *10* — Французско-Апеннинская, *11* — Морская средиземноморская, *12* — Критская, *13* — Балканская, *14* — Западно-Турецкая, *15* — Крымская.

Примечательная особенность этой схемы — деление объединенной Арктическо-Бореальной области на 3 широтных подобласти. Она также показывает, что Арктическая и Бореальная подобласти взаимно более связаны, чем Гемибореальная подобласть (расстояние 41 % сравнительно с 51 %). Поэтому кажется оправданным соединение арктической и бореальной территорий в одну флористическую область (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986), тогда как некоторые другие авторы признают арктическую территорию как отдельную флористическую область: Циркумбореальную (Meusel, Jäger, 1992) либо Арктическую (Yurtsev, 1994).

Средиземноморская область разделена на Западно-Средиземноморскую и Восточно-Средиземноморскую подобласти. Азорская провинция наиболее удалена (связь 22 %) от других провинций: Приморской средиземноморской и Критской. Однако некоторые исследователи включают Азорскую флору в соседнюю Макаронезийскую область вне Европы (Good, 1974; Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) или же в Макаронезийскую подобласть объединенной Макаронезийско-Средиземноморской области (Meusel, Jäger, 1992). Эти различия во мнениях вызваны субъективностью суждений и зависят также от методологии.

На нашей схеме некоторые провинции отнесены к крупным островам и архипелагам. Это связано с их географической изоляцией и морским климатом. Так, Арктическую подобласть образуют провинции Свальбард и Исландско-Фарерская (1, 2), тогда как Средиземноморская область, наряду с материковой частью, включает 3 изолированные морские провинции (8, 11, 12).

Флористическое деление не зависит непосредственно от размера территории. Так, Албания почти в 9 раз меньше, чем прежняя Югославия (28 748 км^2 против 255 804 км^2), тем не менее обе образуют, вместе с Болгарией и Грецией, совместную Балканскую флористическую провинцию. Аналогично этому, Португалия и материковая Испания образуют вместе Иберийскую провинцию, тогда как их территория в отдельности отличается по площади более чем в пять раз (91 631 км^2 против 492 463 км^2).

Ретроспективное флористическое деление на основе обилия видов в родах

На дендрограмме (рис. 3) Арктическо-Бореальная (I) и Средиземноморская (II) флористические области разделяются на максимальном расстоянии (100 %). Они включают 6 подобластей на расстоянии 45—29 %: Арктическую (А), Бореальную (Б), Приморскую гемибореальную (В), Континентальную гемибореальную (Г), Северо-Средиземноморскую (Д) и Южно-Средиземноморскую (Е). Эти подобласти содержат 13 провинций, сходящихся на расстоянии 10—18 % (рис. 4):

I. Арктическо-Бореальная область (100 %).
  А. Арктическая подобласть (45 %).
  1. Арктическая провинция Свальбард (45 %).
  Б. Бореальная подобласть (38 %).
  2. Исландская бореальная провинция (12 %).
  3. Фарерская бореальная провинция (12 %).
  4. Скандинавская бореальная провинция (12 %).
  5. Восточно-Европейская бореальная провинция (12 %).
  В. Атлантическая гемибореальная подобласть (29 %).
  6. Приморская гемибореальная провинция (29 %).
  Г. Континентальная гемибореальная провинция (29 %).
  7. Средне-Европейская гемибореальная провинция (29 %).
II. Средиземноморская область (100 %).
  Д. Северо-Средиземноморская подобласть (31 %).
  8. Южно-Европейская провинция (16 %).
  9. Балканская провинция (11 %).
  10. Крымско-Каспийская провинция (11 %).
  Е. Южно-Средиземноморская подобласть (31 %).
  11. Азорская провинция (18 %).
  12. Иберийская провинция (10 %).
  13. Морская средиземноморская провинция (10 %).

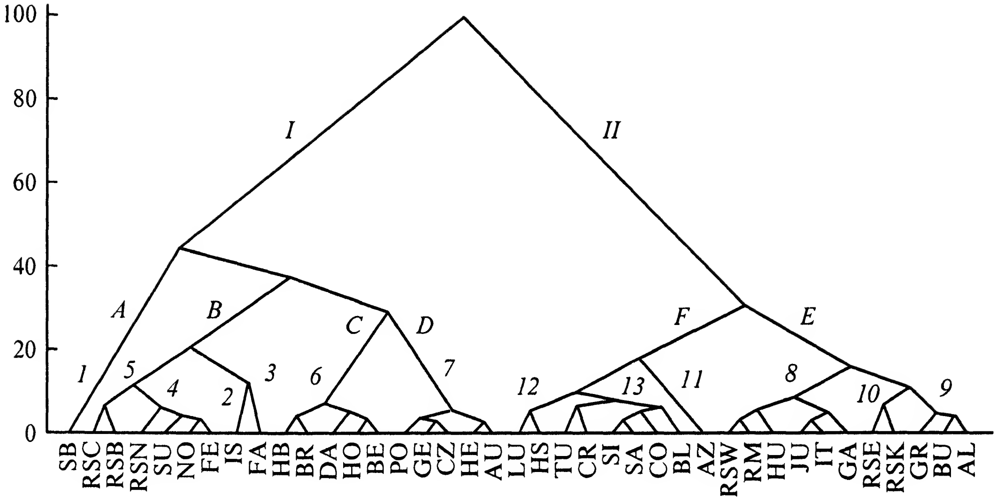


Рис. 3. Дендрограмма базовых флористических выделов для всех родов, взвешенных по видовому составу.

I—II — области, *A—F* — подобласти, *1—13* — провинции.

Эта схема более или менее сходна с делением на основе видового состава (см. выше). Но она делает более выразительными направления в эволюции некоторых местных флор. Эти направления связаны с пертурбациями во флорах, когда крупные ледниковые периоды, продолжавшиеся около 100 тыс. лет каждый, сменялись межледниковыми периодами около 20 тыс. лет каждый. Наиболее опустошительным для флоры Европы был максимум последнего ледникового периода около 20 тыс. л. н. Тогда ледниковый щит покрывал север Европы, а уровень моря был ниже современного на 120 м. Голоцен (или современный межледниковый период) начался только около 10 тыс лет и продолжается до нашего времени, с термическим оптимумом около 6 тыс. лет, вплоть до настоящего времени, когда ледниковый щит исчез почти полностью (Joussaume, Guillot, 1999).

В приведенном выше делении, подобласть Арктики ограничена крайним севером (А) и включает только провинцию Свальбард (или Шпицберген) (1), тогда как Исландия и Фареры образуют 2 флористические провинции (2, 3) в пределах Бореальной подобласти (Б). Последняя включает также Центральную Россию и территорию Балтики в составе Восточно-Европейской бореальной провинции (5). Эта Бореальная подобласть в основном совпадает с территорией максимального оледенения Европы (Вюрмский ледниковый период) и представляет в наше время флору, более или менее восстановленную после отступления ледникового покрова. Морская гемибореальная провинция (6) представляет Атлантическую гемибореальную подобласть (В), тесно связанную (на расстоянии 29 %) с Континентальной гемибореальной подобластью (Г). Последняя представлена только альпийской (высокогорной) и монтанной (горной) Средне-Европейской гемибореальной провинцией (7).

Средиземноморская область разделена на Северо-Средиземноморскую (Д) и Южно-Средиземноморскую подобласти (Е) взамен Западно-Средиземноморской и Восточно-Средиземноморской подобластей при контрастном делении. При этом широтное деление становится более выразительным. Северо-Средиземноморская подобласть включает дополнительно Сарматскую территорию, что указывает на эволюцию степей в Европе в связи с древней средиземноморской флорой и сопряженно с аркто-третичной флорой (Попов, 1963).

99 основных родов содержат каждый от 25 до 260 видов во флоре Европы в целом. Эти роды представляют вместе 55.5 % всего видового разнообразия флоры, а именно

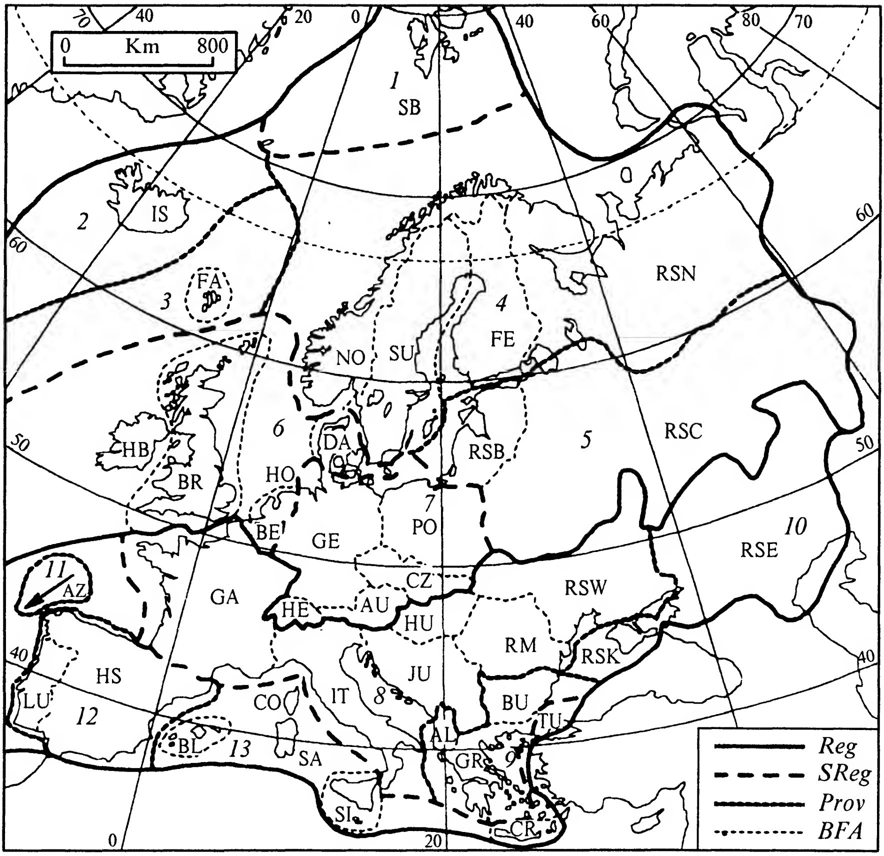


Рис. 4. Карта ретроспективного флористического деления, основанного на всех родах по взвешенному видовому составу.

Провинции: *1* — Свальбард арктическая, *2* — Исландская бореальная, *3* — Фарерская бореальная, *4* — Скандинавская бореальная, *5* — Восточно-Европейская бореальная, *6* — Приморская гемибореальная, *7* — Средне-Европейская гемибореальная, *8* — Южно-Европейская, *9* — Балканская, *10* — Крымско-Каспийская, *11* — Азорская, *12* — Иберийская, *13* — Морская средиземноморская.

включают 5 970 из 10 763 видов. Но не все они главные в отдельных БФВ. Так, Азорские о-ва содержат только 52 из 99 главных родов; Фарерские о-ва только 55 и Исландия 58 из главных родов. Тем не менее дендрограмма для 99 главных родов (рис. 5) почти подобна основанной на полном наборе — из 1325 родов (рис. 1). Но относительные расстояния в связывании теперь другие: 30 и 37 % для подобластей и 9—16 % для провинций. Наряду с этим в Северо-Средиземноморской подобласти Югославия теперь перенесена из Южно-Европейской провинции в Балканскую.

Имеет место значимая линейная регрессия между квадратным числом родов (G*E*_*S*Q) и числом видов (SP) в БФВ (n = 39) при корреляции *r* = 0.981 (рис. 6):

$$SP = 234.7 + 0.00454 \cdot GE\_SQ.$$

Это эмпирическое уравнение позволяет вычислить ожидаемое в роде число видов (SP′) для БФВ и связанную с этим оригинальность видового состава (O*R*_*S*G) (см. таблицу).

Диаграмма (рис. 7) показывает высокую флористическую оригинальность (от +10 до +18 %) некоторых альпийских и монтанных территорий, таких как Австрия, Чехия и Словакия, Германия и особенно Швейцария. Оригинальность повышена также в Скандинавии и соседних территориях северной Европы, таких как Финляндия,

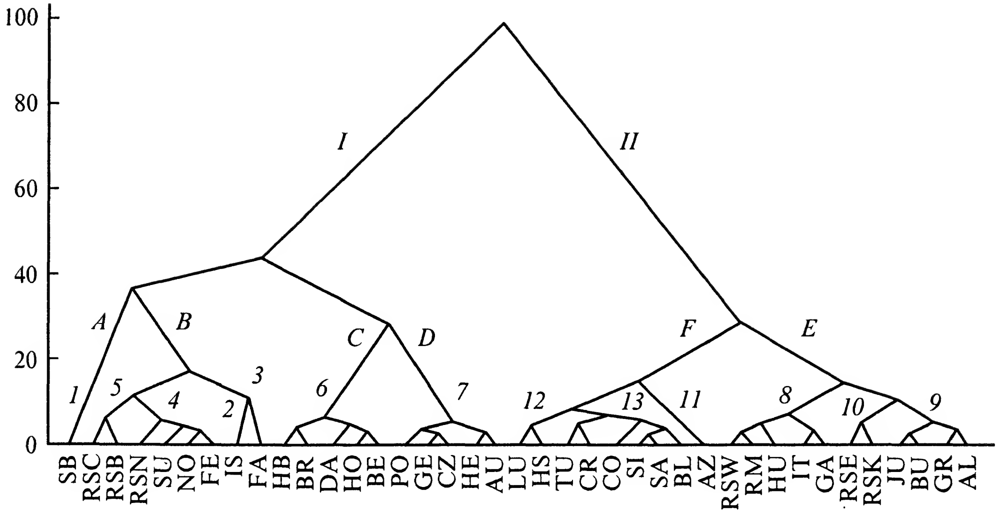


Рис. 5. Дендрограмма базовых флористических выделов для 99 главных родов, взвешенных по видовому составу.

I—II — области, *A—F* — подобласти, *1—13* — провинции.

Исландия, Норвегия, северная Россия и Швеция. В противоположность этому, отрицательная оригинальность (–10 % и больше) очевидна для таких островных флор, как Азорские и Балеарские острова, Корсика, Крит, Сардиния, Сицилия и особенно Свальбард (–43 %). Она также отрицательная на низких приморских южных территориях, включая материковую Португалию и западную Турцию.

Положительная оригинальность видового состава в родах связана, предположительно, с крупными изменениями климата и обусловленными этим флористическими пертурбациями. Тогда горные территории имели повышенное экологическое разнообразие и соответственно свободные экологические ниши, которые стимулировали видообразование. В северной Европе таяние и отступление ледникового покрова вслед за последним оледенением создало флористический вакуум на обширной территории. Этот вакуум не заполнен полностью до настоящего времени и стимули-

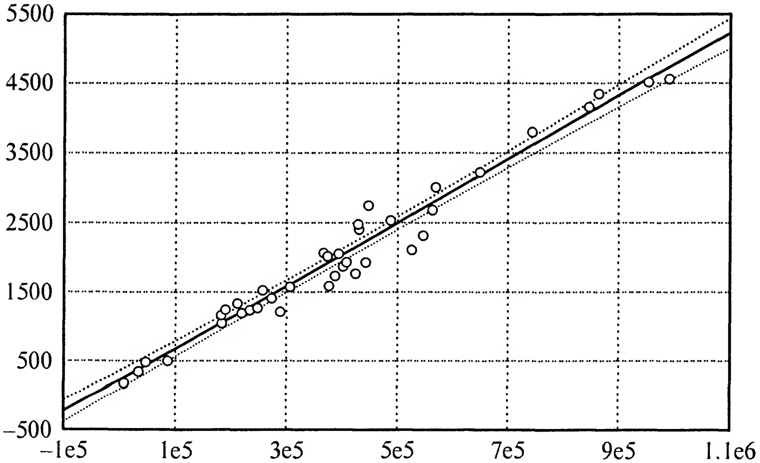


Рис. 6. Линейная регрессия между числом видов (ось ординат) и квадратным числом родов (ось абсцисс).

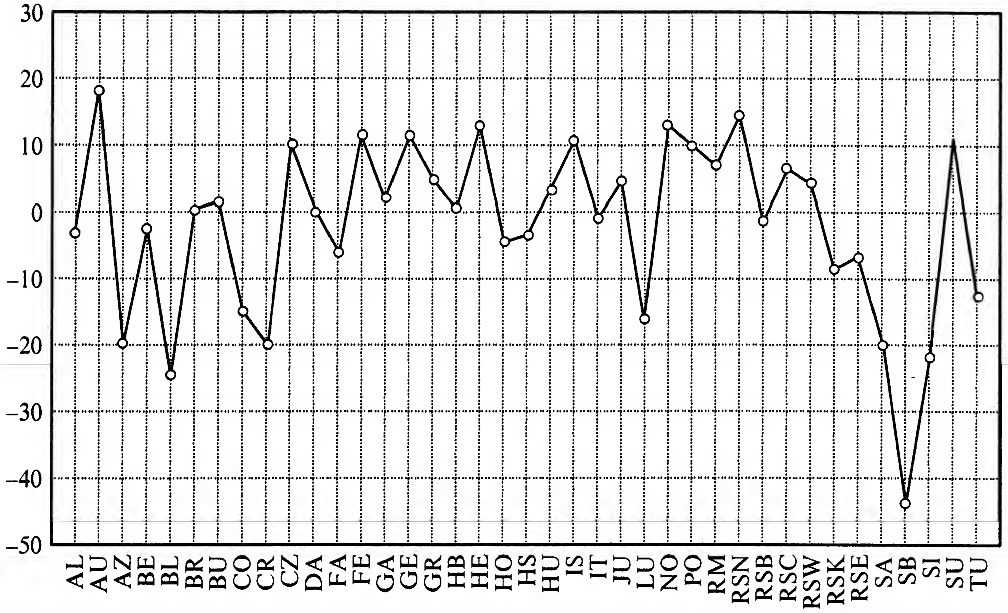


Рис. 7. Диаграмма оригинальности видового состава родов (%) в базовых флористических выделах.

рует видообразование на уровне микровидов, обычно в связи с факультативным апомиксисом (Malyshev, 1991).

Среднее небольшое число видов в роде на малых островах Средиземноморья может быть объяснено высокой ролью случайной (спонтанной) иммиграции с соседних больших территорий, так как местные островные флоры значительно зависели от морской трансгрессии во время крупных климатических перемен в плейстоцене. Сходная ситуация очевидна для пониженных приморских материковых территорий, таких как Португалия и западная Турция.

Видообразование особенно значительно в родах *Hieracium* (260 видов в Европе), *Alchemilla* (118) и *Rubus* (71). Роль этих родов значительна в бедных флорах северной Европы и в горных территориях. Наряду с этим некоторые приморские территории также поддерживали видообразование на уровне микровидов после спада наводнения (см. таблицу). Широкое видообразование в родах усложняет их систематику. Исследователи продолжают описывать новые виды в роде *Alchemilla* (Fröhner, 1999). В противоположность этому, многие предположительно «новые» виды в роде *Rubus* в действительности лишь увеличили список синонимов (Weber, 1999).

Род *Rubus* с изобилием видов от 21 до 40 промилле в БФВ (рис. 8) был больше подвержен видообразованию в приморских и монтанных территориях, таких как Бельгия (40 ‰), Британия (37), Ирландия (34), Нидерланды (34), Дания (26), также Германия (24), Чехия и Словакия (22), сопредельная низменная Венгрия (25), Швейцария (20) и Польша (20 ‰).

Видообразование *Alchemilla* значительно в горах средней Европы и в северных территориях (рис. 9), где видовое богатство достигает 14—24 промилле — в Австрии (17 ‰), Германии (19), Польше (15) и особенно в Швейцарии (24), также в Финляндии (14), Исландии (16), северной России (17) и на территории Балтики (16 ‰).

Крупнейший в Европе род *Hieracium* имеет сложную и противоречивую систематику на видовом уровне. Его разнообразие повышено до 33—52 видов в промилле в горных территориях средней и северной Европы (рис. 10), таких как Швейцария (53 ‰), Австрия (53), Германия (46), Исландия (43), Чехия и Словакия (41), Франция (37), Норвегия (35) и Швеция (34 ‰). Но эти данные — предварительные, так как

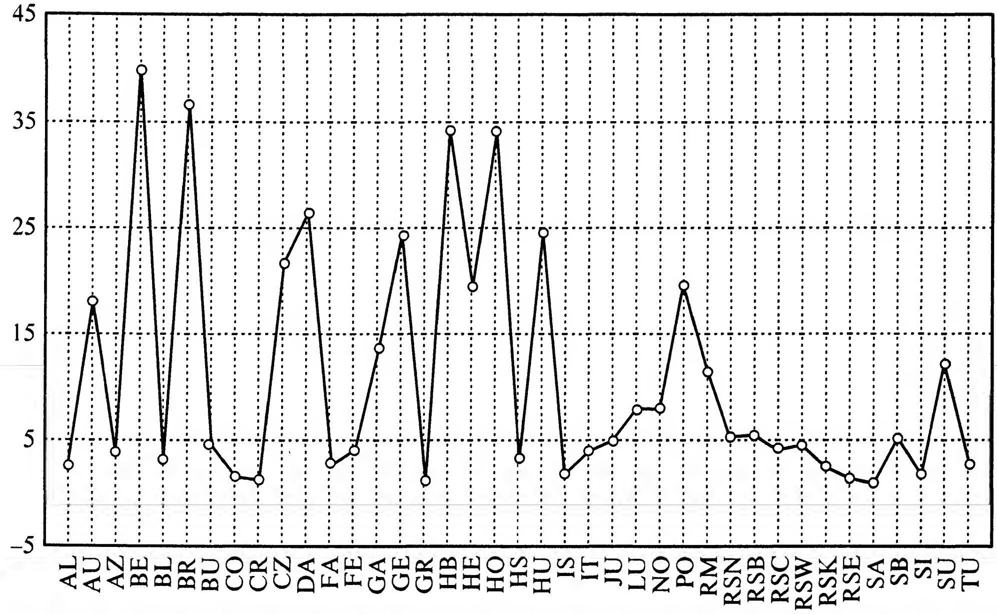


Рис. 8. Диаграмма рода *Rubus* по обилию видов (‰) в базовых флористических выделах.

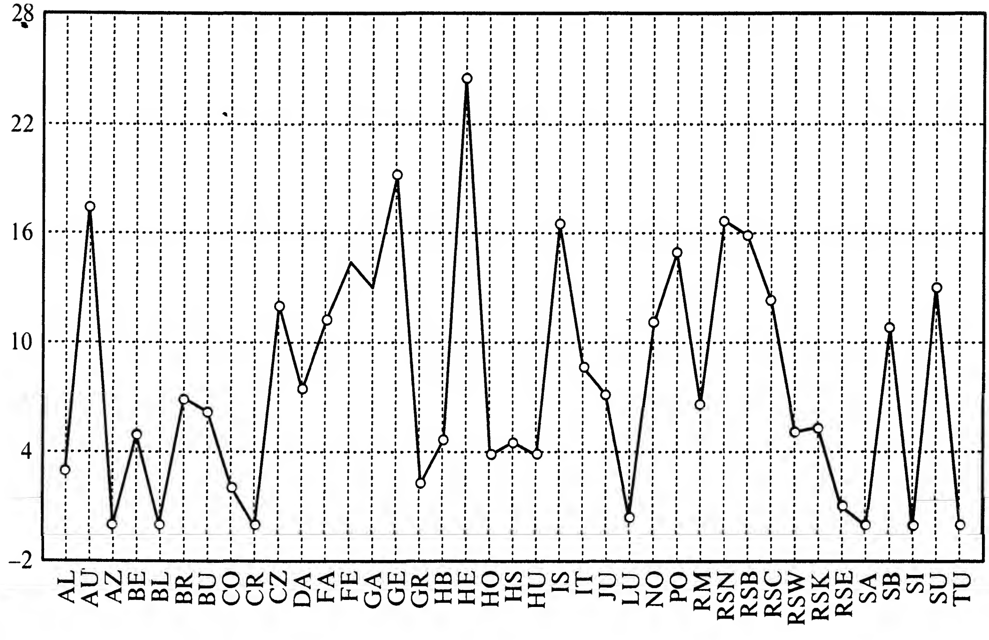


Рис. 9. Диаграмма рода *Alchemilla* по обилию видов (‰) в базовых флористических выделах.

систематика и хорология рода изучены недостаточно. Тем не менее рельефная диаграмма относительного видового богатства рода *Hieracium* обнаруживает удивительно сходный тип с родом *Alchemilla* (сравните рис. 9 и 10).

Количественный учет микровидов, возникших из-за усиленного видообразования (специации) вследствие апомиксиса в некоторых родах, может влиять на схему флористического районирования. Поэтому некоторые исследователи (Толмачев,

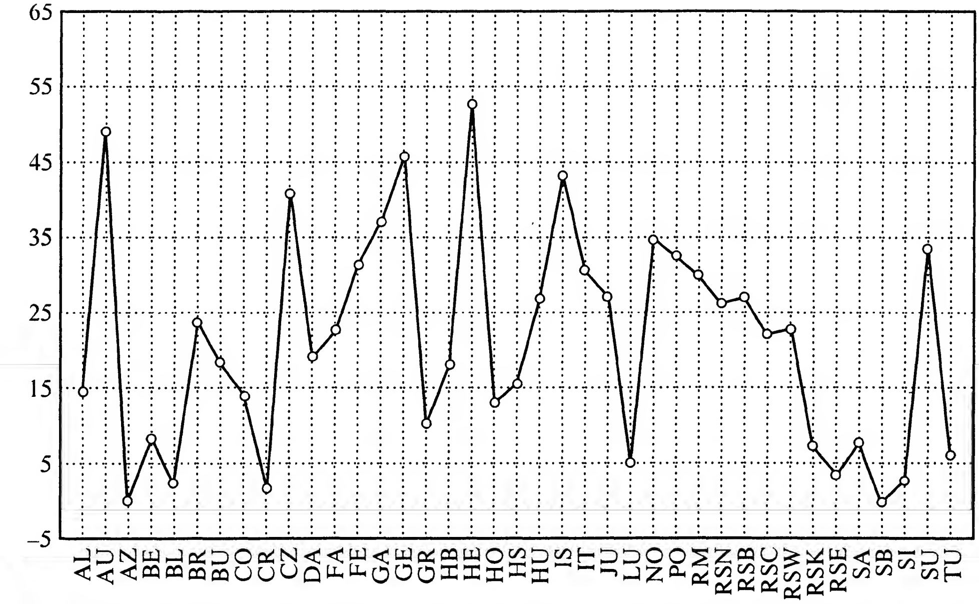


Рис. 10. Диаграмма рода *Hieracium* по обилию видов (‰) в базовых флористических выделах.

1974, и др.) предлагали исключать такие роды из рассмотрения, чтобы они не «портили» общую картину. Но эта рекомендация актуальна лишь в случаях, когда учитывается не вся таксономическая структура флоры или не весь ее видовой состав, а только отдельные, произвольно избранные таксоны, как это практикуется при построении флористического районирования дивергентного типа (контрастного либо гармонического). Однако исключение родов с проявлениями апомиксиса нежелательно для статического или ретроспективного районирования конвергентного типа. Дискриминация в этом случае не может существенно повлиять на моделирование, но зато уменьшает репрезентативность выборки. Так, названные выше роды *Hieracium*, *Alchemilla* и *Rubus* вместе содержат 449 видов, что составляет только 4.2 % видового состава флоры Европы в целом (10 763 видов). Более того, сами роды составляют в матрице полного родо-видового спектра только 0.2 %, т. е. 3 из 1326 родовых строк.

Ретроспективное флористическое деление на основе обилия родов в семействах

Дендрограмма обилия родов в семействах (рис. 11) показывает кластеры со схождением на расстоянии 91—100 % (I—III), подкластеры — на расстоянии 38—39 % (А—Г) и кластероиды — 16—27 % (1—9). Эта модель связывания может быть условно принята как соответствующая 3 флористическим областям, 4 подобластям и 9 провинциям (рис. 12).

I. Океаническая область (91 %).
А. Арктическая подобласть (39 %).
1. Провинция Свальбард (39 %).
Б. Атлантическая подобласть (39 %).
2. Северо-Атлантическая провинция (27 %).
3. Азорская провинция (27 %).
II. Континентальная область (91 %).
В. Бореальная континентальная подобласть (38 %).
4. Скандинавская бореальная провинция (16 %).
5. Приморская бореальная провинция (16 %).
Г. Гемибореальная континентальная подобласть (38 %).
6. Центрально-Европейская гемибореальная провинция (19 %).
7. Восточно-Европейская гемибореальная провинция (19 %).

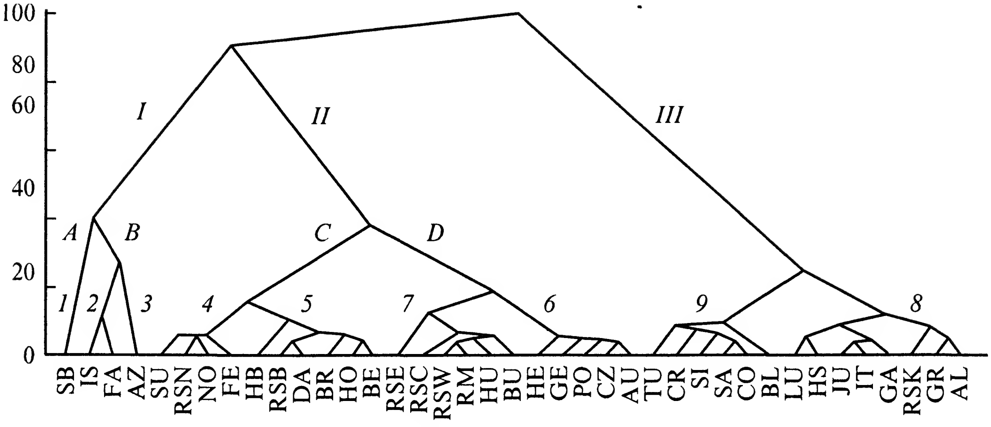


Рис. 11. Дендрограмма базовых флористических выделов для всех семейств, взвешенных по видовому составу.

I—III — области, *A—D* — подобласти, *1—9* — провинции.

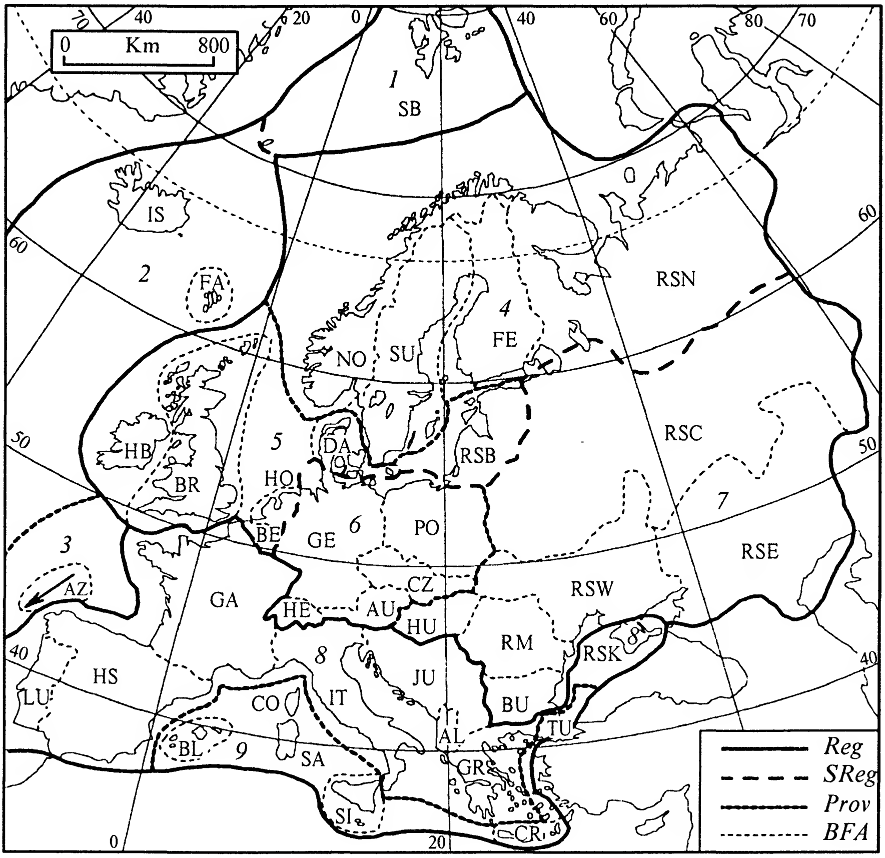


Рис. 12. Карта ретроспективного флористического деления, основанного на всех семействах по взвешенному родовому составу.

Провинции: *1* — Свальбард, *2* — Северо-Атлантическая, *3* — Азорская, *4* — Скандинавская бореальная, *5* — Приморская бореальная, *6* — Средне-Европейская гемибореальная, *7* — Восточно-Европейская гемибореальная, *8* — Южно-Европейская, *9* — Морская средиземноморская.

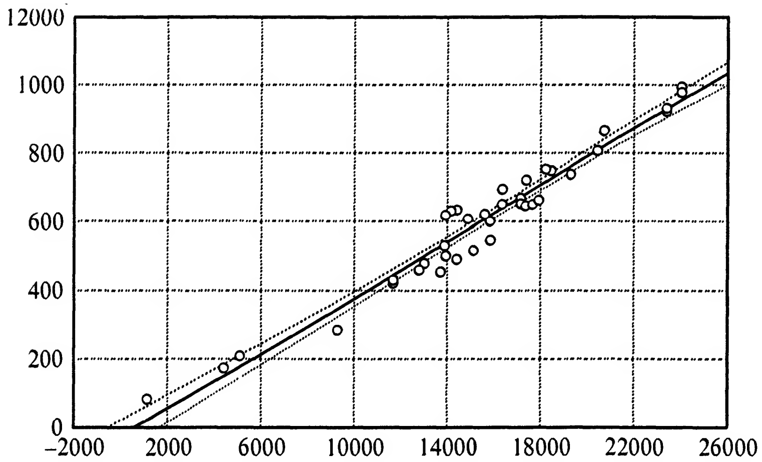


Рис. 13. Линейная регрессия между числом родов (ось ординат) и квадратным числом семейств (ось абсцисс).

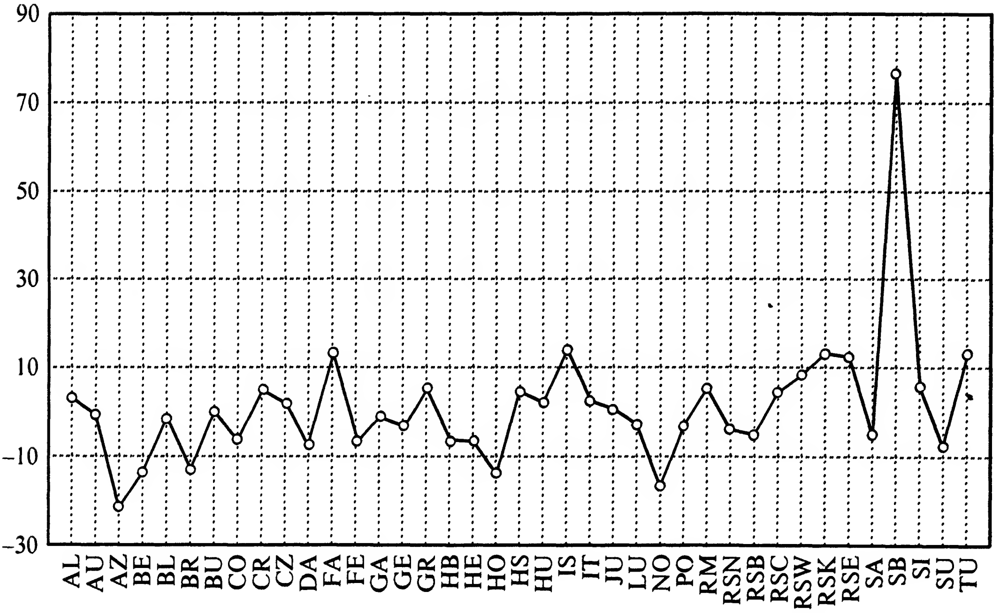


Рис. 14. Диаграмма оригинальности родового состава семейств (%) в базовых флористических выделах.

III. Средиземноморская область (100 %).
   8. Южно-Европейская провинция (24 %).
   9. Морская средиземноморская провинция (24 %).

Данная схема отличается от ретроспективного деления по обилию видов в родах (см. выше) и проявляет соответственно более древние направления в эволюции флор. На ней обособлена Океаническая область, включающая Азорскую провинцию. Она противопоставлена Континентальной области, где Бореальная континентальная подобласть включает отдельно обширную Приморскую провинцию. Последняя простирается на восток и охватывает район Балтики. Гемибореальная континентальная подобласть расширяется на востоке и юго-востоке за счет включения части Средиземноморской области.

Все отмеченные выше черты красноречиво указывают на формирование родовой структуры семейств под влиянием двух противоположных климатических факторов, присущих, с одной стороны, влажным океаническим, а с другой — сухим континентальным территориям. Такая ситуация предположительно была наиболее выраженной в неогене. В то время драматическое возрастание аридности климата в целом создало контраст во флористическом построении между наиболее гумидными северо-западными и особо аридными юго-восточными районами Европы.

Линейной регрессии между числом семейств в квадрате (FA_SQ) и числом родов (GE) в БФВ (n = 39) соответствует корреляция (*r*) 0.977 в эмпирическом уравнении (рис. 13):

$$GE = -24.8 + 0.04065 \cdot FA\_SQ.$$

Она позволяет вычислить ожидаемое число родов в семействе (GE′) в различных БФВ и оценить на этой основе оригинальность родового состава (O*R*_GF) (см. таблицу).

Диаграмма (рис. 14) иллюстрирует значительное преобладание автохтонной тенденции, выше +10 %, в северных и северо-западных районах, таких как Фарерские о-ва, Исландия, Швеция и особенно Свальбард (+76.5 %). Автохтонная тенденция повышена также в крайних юго-восточных районах, таких как Крым и юго-восточная Россия (+12.8, +12.1 %). Следовательно, северо-западная и юго-восточная Европа могут рассматриваться как 2 супротивные территории по интенсивности автохтонного процесса в генезисе флоры на таксономическом уровне родов.

Противоположная аллохтонная тенденция на родовом уровне (−10 % и ниже) преобладала в генезисе флоры некоторых островов и приморских материковых районов на западе Европы, особенно на Азорских о-вах (−21.4 %), в Бельгии (−13.7), Британии (−13.0), Нидерландах (−13.6) и Норвегии (−6.5). Очевидно, что центры флористического расселения на родовом уровне в неогене находились вне этих территорий.

Заключение

Описанные в этой статье конвергентные флористические районирования являются альтернативными для традиционных дивергентных. Конвергентные районирования предусматривают индуктивный синтез путем агломерации базовых флористических выделов (БФВ). Эта методология противоположна дедуктивному анализу на основе последовательного субъективного расщепления целостной флористической общности на более низкие единицы.

Конвергентный метод основан на анализе во флоре всего набора видов, родов или семейств. Его преимущество обусловлено использованием объективных критериев, которые сводят до минимума произвольные оценки. Создание и распространение электронных банков данных для различных флор будет стимулировать в будущем разработку флористических делений конвергентного типа.

Конвергентное деление основано на кластерном анализе, который делает возможным конструирование дендрограмм для моделирования статической или же ретроспективной ситуации. В результате многих попыток метод Уорда найден нами более корректным в сравнительной флористике по сравнению с некоторыми другими методами кластерного анализа, принятыми в нумерической таксономии (Sneath, Sokal, 1973; Malyshev et al., 1999).

Всецело свободным (альтернативным) является выбор индекса флористического сходства (Rohlf, 1990; Norušis, 1993). Принятый в нашем исследовании индекс Отиаи оценивает среднее геометрическое сходство видов в 2 флорах. Следовательно, учитывается возможное неравенство флор по богатству видами растений. Некоторые другие индексы произведут отличающиеся модели. Они могут рассматриваться как альтернативные, включая применение индекса Кульчинского (Kulczynski, 1927) для среднего гармонического сходства и индекса Сокэла и Снита для четырехсторонней корреляции (Sokal, Sneath, 1963: formula 5), а также z-индекса Престона для оценки таксономической гетерогенности по каноническому уравнению (Preston, 1962; Малышев, 1999). Использоавние индексов среднего арифметического сходства (например, Жаккара, Чекановского или Съёренсена, Стугрена и Радулеску, также некоторых других) приемлемо (корректно) только для сравнения равных по числу видов флористических списков. Уместно напомнить, что индекс Симпсона также пригоден для сравнения разновеликих флор, т. е. неодинаковых по таксономическому богатству списков. Он дает корректные результаты, но этот индекс мало информативный, так как учитывает только 2, а не 3 или даже 4 флористических параметра.

Статическое конвергентное деление как основанное на видовом составе наиболее отражает итоговое пространственное флористическое разнообразие. В отличие от него ретроспективное деление является вспомогательным, так как отражает прежние направления в эволюции флор. Ретроспективное деление по обилию родов в семействах обнаруживает в обобщенном виде ситуацию, которая складывалась в неогене на уровне родов, тогда как ретроспективное деление на основе обилия видов в родах отражает ситуацию, возникшую в процессе видообразования преимущественно в позднем плейстоцене. Иначе говоря, ретроспективное деление отражает генезис флоры на уровне родов или видов — формирование ее структуры in statu nascenti. В отличие от этого статическое деление показывает конечный итог эволюции — современный состав флоры на уровне вида — основной низшей единицы в таксономической классификации. При всем этом, ретроспективное районирование по родовидовым спектрам все же больше соответствует схемам фитоценотического («геоботанического») районирования, чем статическое районирование флоры на основе видового состава флоры.

Соблазнительное, на первый взгляд, использование филогенетических данных по отдельным таксонам для выработки схемы флористического районирования представляет все же особую задачу, поскольку флористическое районирование не заменяет собою таксономическую классификацию растений (см. выше).

Рельефные диаграммы таксономической оригинальности БФВ оказались полезными для интерпретации флористических делений относительно родового богатства семейств и относительно видового состава родов. Они показывают баланс между автохтонной и аллохтонной тенденциями в современной структуре БФВ в связи с формированием флоры в неогене и позднем плейстоцене.

Благодарности

Автор признателен Л. З. Лукмановой за сбор данных по составу видов, родов и семейств в базовых флористических выделах и Н. Б. Ермакову за компьютерное оформление карт флористического деления. Особую благодарность выражаю Р. В. Камелину за конструктивные критические замечания по рукописи статьи.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Малышев Л. И. Основы флористического районирования // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 3—14.

Малышев Л. И. Моделирование флористического районирования кластерным анализом элементарных выделов Северной Азии и Европы // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия. СПб., 2000. С. 2—36.

Ольдендерфер М. С., Блэшфильд Р. К. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. С. 134—214.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 135 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Федоров Ан. А. Фитохории европейской части СССР // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 10—27.

Юрцев Б.А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое деление и разграничение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Anderberg M. R. Cluster analysis for applications. New York, 1973. 359 p.

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 1958. 628 p.

Flora Europaea. Vols. 1—5; vol. 1, 2nd ed. Cambridge University Press, UK, 1964—1993.

Fröhner S. Zum Stand der *Alchemilla*-Forschung in Europe // Acta Bot. Fennica. 1999. Vol. 162. P. 175—178.

Good R. The geography of flowering plants. London, 1974. 566 p.

Hengeveld R. Dynamic biogeography. Cambridge, 1990. 249 p.

Joussaume S., Guiot J. Reconstruire les chauds et froids de l'Europe // La Recherche. 1999. N 321 (Juin). P. 54—59.

Kulczynski S. Die Pflanzenassoziationen der Pieninen // Bull. Internat. Polon., Sci. et Lettres, Classe Math. Natur., 1927. Suppl. 2. Ser. B. P. 57—203.

Lahti T., Lampinen R. From dot maps to bitmaps: *Atlas Florae Europaea* goes digital // Acta Bot. Fennica. 1999. Vol. 162. P. 5—9.

Malyshev L. I. Some quantitative approaches to problems of comparative floristics // Quantitative approaches to phytogeography. Kluwer, Dordrecht, 1991. P. 15—33.

Malyshev L. I., Baikov K.S., Doronkin V.M. Spatial diversity of the Siberian flora // Flora. 1999. Vol. 194. P. 357—368.

Meusel H., Jäger E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1992. Vol. 3. 689 p.

Norušis M. J. SPSS for Windows: Base system user's guide. Chicago, 1993. 828 p.

Ochiai A. Zoogeographical studies on the soleoid fishes found in Japan and its neighbouring regions, 2 // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1957. Vol. 22. P. 526—530.

Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. 1962. Vol. 43. P. 185—215, 410—431.

Rohlf F. J. NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system. New York, 1990. 168 p.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification. San Francisco, 1973. 573 p.

Sokal R. R., Sneath P. H. A. Principles of numerical taxonomy. San Francisco, 1963. 359 p.

Takhtajan A. Floristic regions of the World. Berkeley, 1986. 522 p.

Ward J. H. Hierarchical grouping to optimise an objective function // Journal. American Statistical Association. 1963. Vol. 58. P. 236—244.

Webb D. A. Flora Europaea — a retrospect // Taxon. 1978. Vol. 27. P. 3—14.

Weber H. E. The present state of taxonomy and mapping of blackberries (*Rubus*) in Europe // Acta Bot. Fennica. 1999. Vol. 152. P. 161—168.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // Journ. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. P. 765—776.

SUMMARY

Europe is subdivided into 39 basic floristic areas (BFAs) similar to the chorological units in «Flora Europaea» (1964—1993). Thence data are extracted on the contents of species, genera and families in each BFA, excluding alien and extinct plants, and plants of doubtful occurrence. The floristic divisions are based on dendrograms constructed by the Ward's method of linkage. The static floristic division on the index of Ochiai (1957) for the species contents has defined 2 regions, 5 subregions and 15 provinces. Supplementary were the retrospective, or florogenetic divisions based on number of species in a genus and on number of genera in a family as weighted by contents in a BFA. The relief diagrams show the prevalence of either autochtonous or allochtonous tendencies in the evolution of the BFAs by a relative abundance of species in a genus and of genera in a family.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.264.12:576.31

© Т. В. Седова

МИТОЗ У ВИДОВ *CHLOROCOCCUM* (*CHLOROCOCCALES*, *CHLOROPHYTA*) С ЭЛЛИПСОИДНОЙ ФОРМОЙ ЗООСПОР

T. V. SEDOVA. MITOSIS OF SPECIES *CHLOROCOCCUM* (*CHLOROCOCCALES*, *CHLOROPHYTA*) WITH ELLIPSOIDAL ZOOSPORES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 19.12.2001

Кариологически изучены 3 представителя *Chlorococcum* из группы видов с эллипсоидной формой зооспор (*C. acidum*, *C. macrostigmatum*, *C. perforatum*). Неделящиеся ядра сложного хромоцентрического типа. Митоз — классического для эукариотов типа, специфика его обусловлена появлением в поздней профазе светлой зоны со скоплением хромосом в виде клубка, в анафазе — плотной нитевидной соединительной структуры между расходящимися в противоположные стороны группами сестринских хромосом. Кариотип состоит из мелких точкообразных и палочковидных хромосом (*C. acidum* n = 8, *C. macrostigmatum* n = 9, *C. perforatum* n = 10).

Ключевые слова: *Chlorococcum*, *Chlorophyta*, митоз.

Порядок *Chlorococcales* объединяет 2 филогенетически близкие группы коккоидных зеленых водорослей, имеющие зоо- и апланоспоры. Водоросли рода *Chlorococcum* относятся к первой. До недавнего времени (Ettl, Gärtner, 1988) род включал 49 видов, которые изучались не только цитоморфологически, но и физиолого-биохимически. Было установлено, что физиолого-биохимические и мелкие цитоморфологические признаки весьма вариабельны даже в процессе индивидуального развития. Вместе с тем многие из них считаются таксономически значимыми и служат единственными критериями для разграничения видов. В результате граница между некоторыми видами становится трудно уловимой. Постепенно наметилась тенденция к объединению части мелких видов, что привело к сокращению объема рода до 25 видов (Ettl, Gärtner, 1995). В основе новой классификации рода *Chlorococcum* лежат цитоморфологические признаки зооспор (их форма и размер, форма папиллы, локализация ядра и пиреноида) и особенности клеточного деления в процессе бесполого размножения. В зависимости от формы зооспор (эллипсоидная, эллипсоидно-яйцевидная, эллипсоидно-дорсивентральная, эллипсоидно-цилиндрическая) все виды хлорококков делятся на 4 группы. Кариологическое изучение 3 видов (*C. acidum*, *C. macrostigmatum*, *C. perforatum*) из группы с эллипсоидной формой зооспор является целью настоящей статьи. Следует отметить, что эти виды сходны не только по форме зооспор, но также по положению ядра и пиреноида, круглой форме вегетативных клеток, типу хлоропласта (полый, шаровидный) и тонкому строению клеточной оболочки, пиреноида и ядра (Седова, Константинова, 1994).

Несмотря на широкое распространение, относительно простой жизненный цикл, легкость культивирования, *Chlorococcum* остается кариологически изученным фрагментарно. Первая попытка исследования ядра в фиксированном состоянии была предпринята B. Bristol (1919), а позднее H. Bold (1930). В обоих случаях дано сходное описание ядра, но митоз не изучался. Позднее (Starr, 1955) публикуются рисунки неделящихся ядер и отдельных стадий митоза *C. echinozygotum* Starr и *C. hypnosporum*

Starr с кратким описанием в виде подписей к ним. Впервые детальное описание ядра, митоза и подсчет числа хромосом были осуществлены при изучении неидентифицированного штамма № 557 из коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Седова, 1980). Позже U. N. Rai, Y. B. K. Chowdary (1983) опубликовали результаты кариологического исследования *C. infusionum* (Schrank) Menegh., которые в целом подтверждают наши данные.

Материал и методика

Объектами исследования служили типовые штаммы № 109 *C. macrostigmatum* Starr, № 775 *C. perforatum* Arce et Bold, № 1766 *C. acidum* Arch. et Bold из коллекции водорослей Техасского университета США (UTEX).

Детали выращивания (на агаризованной питательной среде Ф при pH 5.5—5.7, 7-часовой световой экспозиции в сутки, освещенности 8000—9000 лк, *t*-25—27 °C), подготовка к фиксации (относительная синхронизация материала путем регулирования светового режима), фиксация и окраска материала (хром-уксусная смесь в соотношении 100 : 1 и гематоксилин Гарриса) описаны ранее (Седова, 1969). Обычно первая фиксация осуществлялась с наступлением темнового периода суток, а последующие проводились с интервалом 50—60 мин. Материал исследовался на постоянных препаратах в световом микроскопе с апохроматическим объективом масляной иммерсии ×90 (ап. 1.3) и зеленым фильтром, подсчет числа хромосом производился с оранжевым фильтром.

Результаты и обсуждение

Ядра (рис. 1, *1*; 2, *1*; 3, *1*), диаметром от 2 (*C. acidum*, *C. perforatum*) до 3.5 мкм (*C. macrostigmatum*); круглой или неправильно округлой формы располагаются ближе к центру или несколько смещены к периферии клетки, около или на некотором расстоянии от пиреноида. Каждое ядро содержит массивное, плотное ядрышко (у *C. macrostigmatum* его диаметр достигает 1.7 мкм). Проведенные ранее исследования (Седова, Константинова, 1994) позволяют отнести ядра к сложному хромоцентрическому типу. В ядрах этого типа конденсированный хроматин частично скапливается вдоль ядерной оболочки и на срезах приобретает вид сравнительно широкого, почти сплошного (*C. macrostigmatum*, *C. perforatum*) или узкого, сильно рассеченного, едва угадываемого (*C. acidum*) ободка, а частично представлен рассеянными по нуклеоплазме мелкими глыбками.

Профаза (рис. 1, *2—8*; 2, *2—7*; 3, *2—7*) — одна из наиболее продолжительных стадий митоза, что позволило проследить в деталях последовательные ее этапы. При переходе к делению ядро располагается ближе к клеточной стенке, увеличивается в размерах (у *C. acidum* и *C. perforatum* до 3.4 мкм, у *C. macrostigmatum* до 5.1—6.8 мкм в диам.) и иногда изменяет форму до яйцевидной, а контуры со временем утрачивают свою первоначальную четкость. Одновременно в ядре происходят типичные для этой стадии митоза преобразования, связанные с конденсацией хроматина и появлением хромосом. Профаза *C. perforatum* аналогична описанной ранее (Седова, 1980) у одного из неидентифицированных штаммов *Chlorococcum*. В отличие от *C. perforatum* у *C. acidum* и *C. macrostigmatum* в поздней профазе появляется характерная светлая зона со скоплением хроматина в виде клубка. Формирование последнего (рис. 1, *4—8*; 3, *4—7*) сопровождается постепенной концентрацией конденсированного хроматина в центре светлой зоны вокруг ядрышка и образованием плотного скопления, которое затем становится более рыхлым, состоящим из сравнительно крупных, плотных глыбок. Хроматиновая структура в виде клубка впервые была описана (Седова, 1969) у *Oocystis* — представителя апланоспоровой группы хлорококковых водорослей и характерна не только для коккоидных, но и, как показало

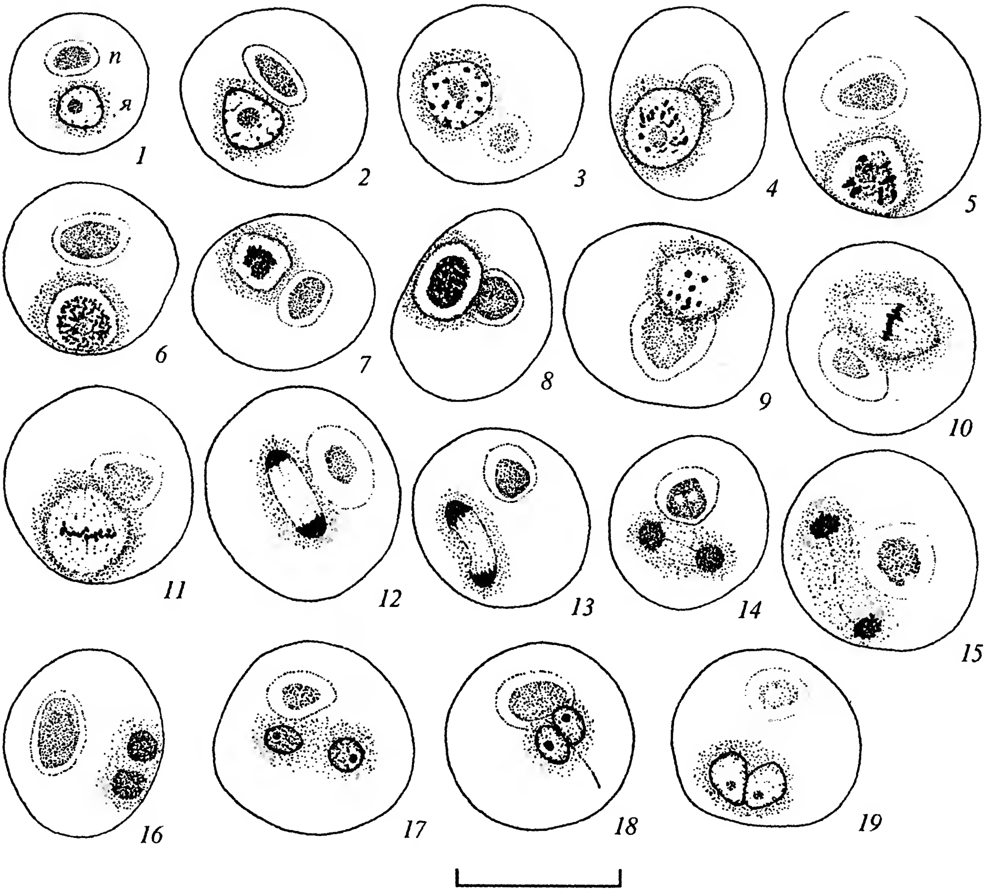


Рис. 1. Митоз *Chlorococcum acidum.*

Пояснения в тексте. Условные обозначения: здесь и на рис. 2, 3. *п* — пиреноид, *я* — ядро. Масштабная линейка: 0.01 мм.

кариологическое изучение водорослей рода *Chlamydomonas* (Седова, 1998, 2001), монадных форм, что позволяет говорить о специфике поздней профазы у одноклеточных зеленых водорослей в целом. Появление светлой зоны объясняется частичным или полным сохранением ядерной оболочки во время митоза (Седова, 1996) и отмечается в литературе многими авторами, изучавшими водоросли самого разного систематического положения. Ядрышко постепенно утрачивает способность окрашиваться и в конце концов исчезает. В этот период оно может маскироваться, в частности хроматиновым клубком по мере его уплотнения. Так, у *C. macrostigmatum* ядрышко перестает различаться при переходе к поздней профазе, а у *C. acidum* — позднее, ближе к ее завершению.

Метафаза (рис. 1, *9—11*; 2, *8*, *9*; 3, *8*, *9*) сопровождается появлением мелких точкообразных и коротких палочковидных хромосом, собранных в сравнительно рыхлую экваториальную пластинку. Одновременно формируется слабо дифференцированное, конусовидное веретено. Изредка у *C. acidum* (рис. 1, *11*), чаще у *C. macrostigmatum* (рис. 3, *9*) в его центральной области обнаруживается характерная, более плотная нитевидная структура, соединяющая противоположные полюса. Хромосомная пластинка и веретено лежат в светлой зоне, которая к этому времени появляется у *C. perforatum* и сохраняется у *C. acidum* и *C. macrostigmatum*. Кариотипы отличаются между собой по числу, форме и размерам хромосом. Так, кариотип *C. acidum* (n = 8) состоит из хромосом разной формы (3 — точкообразных, 5 — палочковид-

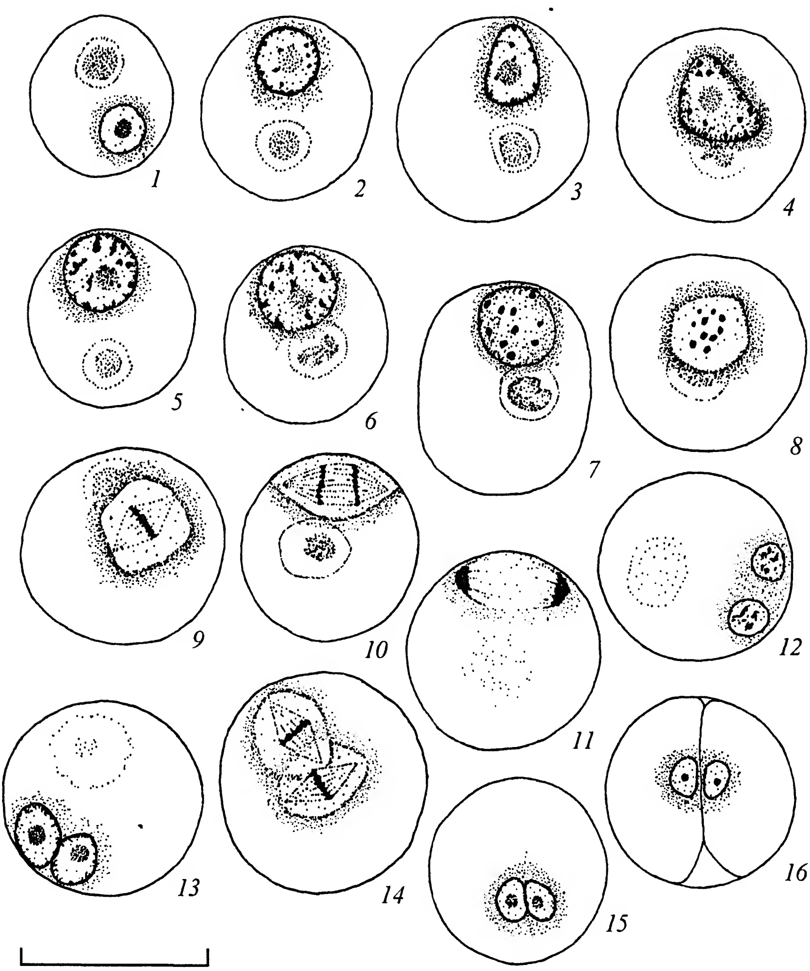


Рис. 2. Митоз *Chlorococcum perforatum.*

Пояснения в тексте. Масштабная линейка: 0.01 мм.

ных), у *C. macrostigmatum* (n = 9) — из одинаковых по форме и размерам точкообразных хромосом, у *C. perforatum* (n = 10) из различающихся по размерам точкообразных хромосом (3 — мелких и 7 — более крупных).

Анафаза (рис. 1, *12—15*; 2, *10*, *11*; 3, *10*) характеризуется расхождением хромосом в противоположные стороны и формированием слабо дифференцированного, прямого или дугообразного у *C. acidum*, чаще дугообразного у *C. macrostigmatum* и исключительно прямого у *C. perforatum* межзонального веретена. Особенность анафазы *C. acidum* связана с появлением своеобразной плотной, нитевидной соединительной структуры, природа и происхождение которой остаются неясными. Следует отметить, что образование подобной структуры — явление весьма распространенное среди одноклеточных зеленых водорослей. Впервые она была описана у *Palmellococcus* (Седова, 1972), а затем выявлена у значительной части исследованных видов *Chlamydomonas* (Седова, 2001). На ранних этапах этой стадии еще различается светлая зона, но позднее ее границы становятся менее четкими и затем исчезают.

Телофаза (рис. 1, *16*, *17*; 2, *12*; 3, *11*) обычно проходит стремительно. Она сопровождается реконструкцией сестринских ядер и их постепенным перемещением навстречу друг другу. После завершения встречного движения ядра приобретают свой типичный вид и лежат, плотно соприкасаясь своими стенками.

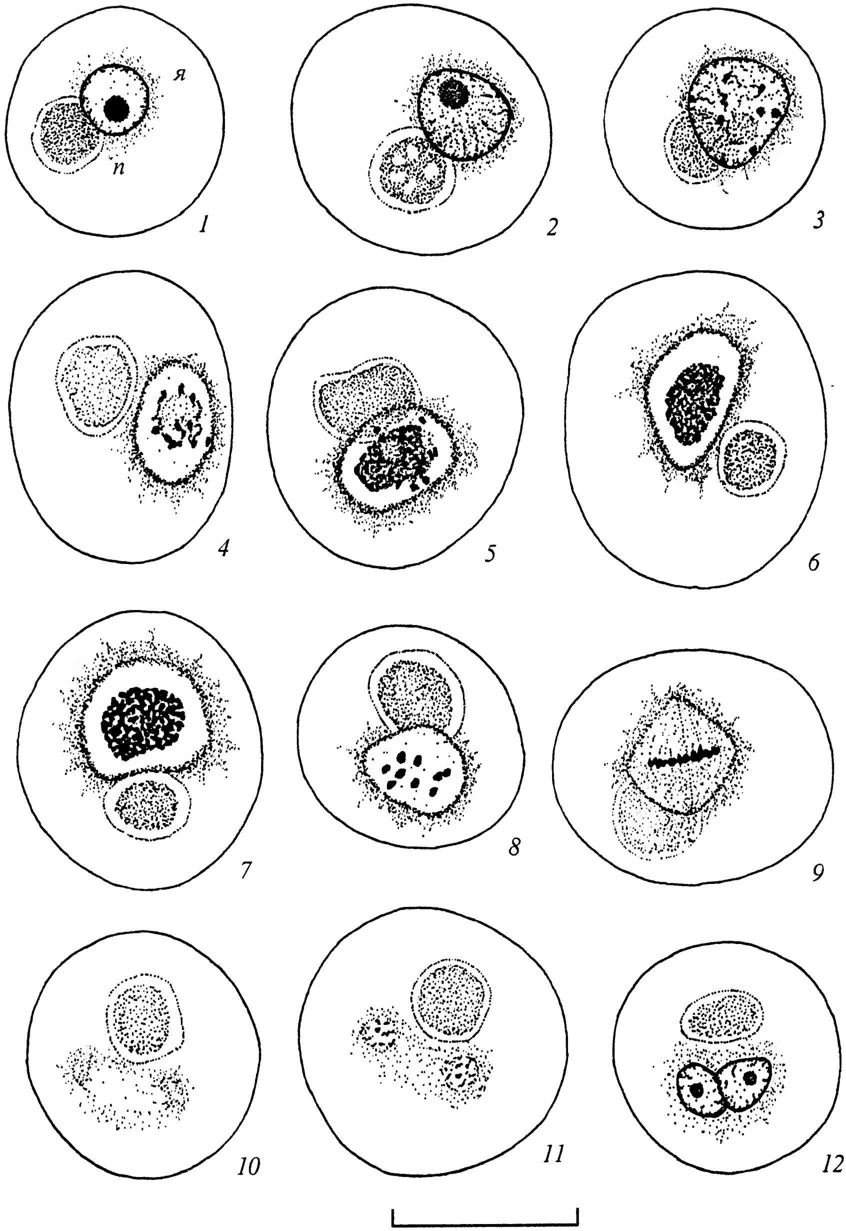


Рис. 3. Митоз *Chlorococcum macrostigmatum*.

Пояснения в тексте. Масштабная линейка: 0.01 мм.

Вновь образовавшиеся ядра (рис. 1, *18*, *19*; 2, *13—16*; 3, *12*) постепенно перемещаются по направлению к центру клетки. В дальнейшем они могут приступать к следующему делению, в результате которого появятся 4-ядерные клетки. Каждое последующее деление приводит к кратному увеличению числа ядер. Клеточное деление происходит одновременно вслед за любым из ядерных делений. В результате появляются соответственно 2, 4 и т. д. сестринские клетки. Лишь у *C. acidum* отмечается тенденция к последовательному клеточному делению, характерному для *Chlamydomonas*, типичного представителя монадных водорослей.

Поведение пиреноида во время митоза у исследованных видов оказалось неоднозначным. Пиреноид у *C. perforatum* исчезает во время 1-го деления ядра, иногда в метафазе, но чаще при завершении митоза. Все последующие митозы проходят в отсутствие пиреноида. Он появляется вновь сразу после наступления цитокинеза и образования сестринских клеток, не вышедших за пределы родительской клетки. У *C. acidum* пиреноид сохраняется до окончания всей серии митозов (причем, начиная с анафазы первого ядерного деления, центральная часть пиреноида заметно уменьшается в объеме и утрачивает способность окрашиваться при увеличении толщины крахмальной обкладки). Цитокинез сопровождается переходом пиреноида в одну из сестринских клеток, а в остальных — возникает de novo. У *C. macrostigmatum* пиреноид сохраняется без видимых изменений во время 1-го, 2-го и иногда даже 3-го ядерного деления, а затем в конце концов исчезает и вновь появляется в сестринских клетках непосредственно перед их выходом из родительской клетки. В 2—4-ядерных клетках нередко перед началом митоза наблюдается деление пиреноида пополам. В этом случае митоз сопровождается цитокинезом, каждая из сестринских клеток получает по пиреноиду.

Проведенное кариологическое исследование 3 видов *Chlorococcum* дополняет и расширяет ранее опубликованные результаты исследования штамма № 557 (Седова, 1980), который тоже имеет эллипсоидную форму зооспор. Сравнительный анализ позволил установить несомненное сходство митозов, с одной стороны, у *C. acidum* и *C. macrostigmatum*, а с другой — у *C. perforatum* и штамма № 557. Различия между этими 2 парами таксонов касаются деталей профазы и анафазы. В первом случае профаза сопровождается появлением своеобразной светлой зоны со скоплением хроматина в виде клубка, а для анафазы характерна плотная, нитевидная соединительная структура. Во втором — профаза обычного типа, метафаза проходит с образованием светлой зоны, анафаза — типичная, без соединительной структуры. Таким образом, у хлорококков с эллипсоидной формой зооспор наряду с классическим типичным митозом выявлена его модификация.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. I, II, III, VII, XIII // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 12. С. 1997—2001; 1972. Т. 57. № 1. С. 69—74; 1980. Т. 65. № 1. С. 60—65; 1998. Т. 83. № 8. С. 43—46; 2001. Т. 86. № 6. С. 56—64.

Седова Т. В. Кариология водорослей. СПб., 1996. 368 с.

Седова Т. В., Константинова И. А. Ультраструктура видов рода *Chlorococcum* (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 40—46.

Bold H. C. Life history and cell structure of *Chlorococcum infusionum* // Bull. Torrey Bot. Club. 1930. Vol. 57. N 9. P. 577—604.

Bristol B. M. On a Malay form of *Chlorococcum humicola* (Nag.) Rabenh. // J. Linn. Soc. Bot. 1919. Vol. 44. N 299. P. 473—482.

Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart, 1995. 680 S.

Ettl H., Gärtner G. Neugliederung der Gattung *Chlorococcum* Meneghini (*Chlorophyta*, *Chlamydophyceae*, *Chlorococcales*) // Nova Hedwigia. 1988. Bd 47. N 3—4. S. 271—278.

Rai U. N., Chowdary Y. B. K. Cytological studies on some chlorococcoid green algae // Cytologia. 1983. Vol. 48. N 3. P. 543—550.

Starr R. A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other spherical, zoospore-producing genera of the *Chlorococcales* // Indiana Univ. Publ. 1955. Ser. Sci. N 20. P. 1—47.

SUMMARY

The karyology of *Chlorococcum* (*C. acidum*, *C. macrostigmatum*, *C. perforatum*) is described. Presence of the ellipsoidal zoospores is a common feature of these species. Non-dividing nuclei are roundish or irregularly roundish, from 2 μ (*C. acidum*, *C. perforatum*) to 3.5 μ (*C. macrostigmatum*) in diam., with a single nucleolus. All the species studied here have the nuclei of the complex chromocentric type. The nuclear divisions were observed during sporogenesis. The mitosis follows the typical pattern, although *C. acidum* and *C. macrostigmatum* have some peculiarities in the details (a special light unstainable zone and concentration of the chromatin as a clew in the late prophase;

a compact string-like connective structure in the anaphase). The karyotypes of *C. acidum* (n = 8), *C. macrostigmatum* (n = 9), *C. perforatum* (n = 10) are characterised by rather low chromosome number and contain the small dot-like and the short rod-like chromosomes.

УДК 581.82:581.522.5 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© Е. А. Мирославов, Н. К. Котеева

ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК МЕЗОФИЛЛА *TAXUS CUSPIDATA* (*TAXACEAE*), ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО В ОТКРЫТОМ И ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ

E. A. MIROSLAVOV, N. K. KOTEYEVA. CHARACTERISTICS OF SEASONAL DYNAMICS OF MESOPHYLL CELL ULTRASTRUCTURE IN *TAXUS CUSPIDATA* (*TAXACEAE*) GROWN OUT- AND INDOORS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: anatomy@kd1537.spb.edu

Поступила 19.12.2001

В годичном цикле изучено субмикроскопическое строение клеток мезофилла хвои *Taxus cuspidata*, произрастающего в открытом и закрытом грунте. Показано, что у растений открытого грунта с наступлением осени в клетках резко снижается парциальный объем центральной вакуоли и соответственно увеличивается объем цитоплазмы, формируется высокоразвитый АЭР везикулярного типа, увеличивается число митохондрий. Хлоропласты и другие органеллы беспорядочно располагаются в толще цитоплазмы, тяготея к ядру. Тилакоидная система реорганизуется в сторону светового типа строения, содержание крахмала снижается. Хлоропласты делятся, и число их возрастает. В середине зимы наблюдаются попарные слияния и реже разрушения пластид; к летнему времени их численность становится практически такой же, как и летом предыдущего года. Обратимыми являются и другие свойственные зимнему времени структурные особенности клеток мезофилла, сформированные с наступлением осени. В структуре клеток мезофилла тиса, произрастающего в оранжерее, в течение года происходят лишь незначительные изменения. Они касаются, главным образом, строения тилакоидной системы хлоропластов. На основании сравнения полученных литературных данных пониженная температура рассматривается как фактор, инициирующий сезонные изменения ультраструктуры.

Ключевые слова: *Taxus cuspidata*, мезофилл, сезонные изменения, фактор инициации, низкая температура, ультраструктура, морфометрия.

Устойчивость к низким температурам — основной фактор, определяющий географическое распространение наземных растений (Levitt, 1980). Большинство зимующих растений умеренного климата могут повышать устойчивость к низким температурам и другим зимним стрессам во время процесса, известного как холодовое закаливание (cold acclimation). Этот процесс связан с изменениями состава мембран (Steponkus, 1984; Anderson, Andersson, 1988), активности ферментов (Guy, 1990), с накоплением веществ-криопротекторов — сахаров (Ristic, Ashworth, 1993; Sauter et al., 1996), дегидринов (Danyluk et al., 1998; Bravo et al., 1999; Wisniewski et al., 1999), антифриз-белков апопласта (Griffith et al., 1997) и др. Многие из этих физиологических особенностей прямо регулируются изменением экспрессии генов в ответ на действие низких температур (Thomashow, 1999); однако некоторые из них могут быть вызваны не только низкими температурами (Bravo et al., 1999), но также изменением фотопериода (Guy, 1990; Eklund et al., 1998) или водным стрессом (Cloutier, Andrews, 1984). В таких исследованиях часто используется модель экспериментов, когда растения переносятся из естественных условий в камеры с контролируемыми условиями или в оранжерею (Lloyd et al., 1996; Eklund et al., 1998; Verhoeven et al., 1999).

Изменения структуры клетки, связанные с акклимацией к холоду и с сезонным циклом морозоустойчивости, довольно хорошо изучены (Pomeroy, Siminovitch, 1971; Niki, Sakai, 1981; Kuroda, Sagisaka, 1993; Sauter et al., 1996). Однако вопрос о факторах, инициирующих сезонные структурные перестройки в клетках листа вечнозеленых растений при развитии морозоустойчивости в природных условиях, остается неизученным. В настоящей работе была исследована ультраструктура клеток мезофилла *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl., растения которого развивались в 2 контрастных условиях — в парке и оранжерее — с целью выявления фактора, инициирующего изменения структуры клеток мезофилла в годичном цикле с особым вниманием к периоду холодовой акклимации. По сравнению с естественными условиями открытого грунта в оранжерее при том же фотопериоде исключается влияние низких температур.

При этом была проведена детальная морфометрическая обработка. Ранее стереологические методы при изучении сезонных изменений структуры использовались редко. В частности, с их применением было показано увеличение числа митохондрий и хлоропластов осенью и зимой (Pihakaski, 1986; Sagisaka et al., 1989; Miroslavov et al., 1999). Более подробное исследование сезонных вариаций количественных признаков ультраструктуры было проведено ранее для клеток меристемы (Котеева, 1997). Однако такие сведения могут быть очень полезны при изучении процессов, связанных с морозоустойчивостью.

Материал и методика

В качестве объекта исследования использовался *Taxus cuspidata*. На разных стадиях годичного цикла собирали хвою 1-го (23 VI, 2 IX, 20 II 1992, 27 I, 20 II, 31 III 1993) и 2-го года жизни (23 VII 1993) одновременно с 2 растений, произрастающих в парке и оранжерее Ботанического сада, С.-Петербург.

Для трансмиссионной электронной микроскопии участки средней трети листа фиксировали 5—6 ч на холоде в 3%-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.4); постфиксировали 10—12 ч в 2%-м растворе четырехокиси осмия на фосфатном буфере (pH 8.0); обезвоживали в серии спирта и ацетоне; заливали в смесь эпоксидных смол Аралдит-Эпон. Срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца 5—10 мин. Просмотр и съемка материала велись на электронном микроскопе Hitachi 600.

При морфометрировании использовали снимки (по 25—60 шт.) поперечных срезов клеток 1-го субэпидермального слоя мезофилла хвои. Площади срезов и линейные размеры клеток и клеточных компонентов определяли с использованием компьютерной программы анализа изображения ImageTool. Парциальные объемы компонентов клетки или органелл в этом случае вычисляли как отношение площадей компонентов к площади целой клетки или органеллы соответственно. Подсчитывали число пластид и митохондрий на срезе клетки, а также протяженность тилакоидной системы пластид. Полученные данные анализировали с использованием программы Microsoft Excel 7.0. Достоверность различий оценивалась по t-критерию Стьюдента для 95% уровня значимости.

Результаты исследования

В начале эксперимента летом (июнь) клетки мезофилла хвои текущего года растений *Taxus cuspidata*, произрастающих в оранжерее и в естественных условиях, имеют типичное для этой ткани строение и практически не различаются в обоих исследованных местообитаниях. Основной объем клетки занимает центральная вакуоль (табл. I, *а*; табл. 1). Хлоропласты расположены вдоль клеточной стенки. Их численность невелика; в парке выше, чем в оранжерее (табл. 2). Тилакоидная система развита довольно хорошо (табл. I, *б*, *в*) — число крупных гран, насчитывающих больше 4 тилакоидов, составляет более половины всех гран на срезе хлоропласта (табл. 3). Наиболее крупные граны насчитывают свыше 20 тилакоидов. Коэффициент

ТАБЛИЦА 1

Парциальные объемы компонентов клеток мезофилла *Taxus cuspidata*, произрастающего в открытом грунте и оранжерее, на разных стадиях годичного цикла, %

Месяц	Вакуоль		Хлоропласты		Митохондрии		Пероксисомы		Цитоплазма		Цитозоль	
	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея
Июнь	64.57 ± 1.77	70.26 ± 1.39	14.42 ± 0.91	11.60 ± 0.67	0.81 ± 0.06	0.55 ± 0.04	0.42 ± 0.08	0.19 ± 0.01	23.46 ± 1.35	20.38 ± 1.28	7.81 ± 0.87	7.87 ± 0.92
Сентябрь	56.07 ± 1.45	67.83 ± 1.48	17.73 ± 0.87	12.69 ± 0.59	1.40 ± 0.06	0.71 ± 0.05	0.96 ± 0.06	0.17 ± 0.02	33.73 ± 1.24	22.51 ± 1.18	13.20 ± 1.05	7.24 ± 0.88
Январь	28.6 ± 1.39	72.68 ± 1.05	41.76 ± 1.32	9.10 ± 0.36	2.30 ± 0.19	0.46 ± 0.02	1.11 ± 0.14	0.15 ± 0.03	61.86 ± 1.36	17.91 ± 0.90	16.05 ± 1.57	7.20 ± 0.77
Февраль	26.63 ± 2.80	72.56 ± 1.33	37.91 ± 3.43	8.55 ± 0.41	1.90 ± 0.12	0.63 ± 0.05	0.74 ± 0.08	0.20 ± 0.03	64.99 ± 3.20	17.46 ± 1.17	24.44 ± 1.33	7.28 ± 0.81
Март	30.31 ± 3.10	68.15 ± 1.17	45.42 ± 5.10	12.47 ± 0.48	2.14 ± 0.22	0.54 ± 0.02	1.24 ± 0.15	0.15 ± 0.01	59.47 ± 3.20	21.11 ± 0.83	10.36 ± 3.61	7.56 ± 0.64
Июнь	59.86 ± 1.35	67.56 ± 1.06	21.10 ± 1.39	14.65 ± 0.72	1.00 ± 0.06	0.33 ± 0.02	0.61 ± 0.06	0.11 ± 0.01	30.24 ± 1.56	23.47 ± 0.85	7.22 ± 0.99	6.45 ± 0.60

ТАБЛИЦА 2

Количественные характеристики структурных элементов клеток мезофилла *Taxus cuspidata*, произрастающего в открытом грунте и оранжерее, на разных стадиях годичного цикла

Месяц	Число на 100 мкм^2 среза клетки						Площадь поперечного среза хлоропласта, мкм^2		Длинная ось поперечного среза хлоропласта, мкм		Короткая ось поперечного среза хлоропласта, мкм		Доля крахмального зерна на срезе хлоропласта, %		Площадь поперечного среза			
	хлоропластов		митохондрий		пероксисом										митохондрии, мкм		пероксисомы, мкм	
	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея
Июнь	1.98 ± 0.03	1.28 ± 0.07	2.44 ± 0.08	1.42 ± 0.12	0.36 ± 0.04	0.19 ± 0.02	7.34 ± 0.26	9.17 ± 0.37	4.86 ± 0.09	5.32 ± 0.08	1.84 ± 0.05	2.22 ± 0.16	3.66 ± 0.39	33.73 ± 1.68	0.33 ± 0.01	0.39 ± 0.01	1.16 ± 0.05	1.00 ± 0.35
Сентябрь	1.93 ± 0.09	1.58 ± 0.07	3.67 ± 0.05	1.69 ± 0.14	0.43 ± 0.02	0.17 ± 0.02	9.94 ± 0.47	8.02 ± 0.36	4.97 ± 0.15	5.16 ± 0.12	3.67 ± 0.42	1.82 ± 0.06	2.32 ± 0.22	22.61 ± 1.58	0.39 ± 0.01	0.37 ± 0.02	2.20 ± 0.11	1.10 ± 0.05

Январь	2.91 ± 0.08	1.13 ± 0.5	4.37 ± 0.04	1.36 ± 0.10	0.43 ± 0.05	0.15 ± 0.01	14.12 ± 0.32	8.09 ± 0.24	6.63 ± 0.11	5.87 ± 0.09	2.66 ± 0.05	1.68 ± 0.05	0.63 ± 0.15	0.51 ± 0.09	0.52 ± 0.02	0.34 ± 0.02	2.39 ± 0.38	1.06 ± 0.16
Февраль	2.49 ± 0.04	1.15 ± 0.06	3.62 ± 0.04	1.73 ± 0.11	0.31 ± 0.03	0.14 ± 0.02	15.13 ± 0.53	7.53 ± 0.26	6.89 ± 0.10	6.32 ± 0.11	2.59 ± 0.09	1.50 ± 0.05	7.19 ± 0.71	3.13 ± 0.20	0.60 ± 0.03	0.30 ± 0.01	2.59 ± 0.20	1.22 ± 0.39
Март	2.27 ± 0.07	1.25 ± 0.05	4.28 ± 0.05	1.09 ± 0.04	0.44 ± 0.05	0.15 ± 0.01	22.49 ± 0.59	10.11 ± 0.36	6.96 ± 0.11	6.12 ± 0.14	4.06 ± 0.11	2.28 ± 0.06	34.47 ± 1.65	31.99 ± 1.69	0.49 ± 0.02	0.49 ± 0.05	2.84 ± 0.28	0.95 ± 0.12
Июнь	1.94 ± 0.04	1.06 ± 0.05	3.17 ± 0.02	0.74 ± 0.04	0.38 ± 0.03	0.11 ± 0.01	11.07 ± 0.32	13.84 ± 0.43	5.69 ± 0.09	6.35 ± 0.16	2.39 ± 0.05	2.72 ± 0.10	31.56 ± 1.51	52.58 ± 2.8	0.29 ± 0.01	0.41 ± 0.02	1.26 ± 0.15	1.19 ± 0.01

ТАБЛИЦА 3

Количественные характеристики хлоропластов клеток мезофилла *Taxus cuspidata*, произрастающего в открытом грунте и оранжерее, на разных стадиях годичного цикла

Месяц	Коэффициент гранальности		Распределение гран по числу тилакоидов, %									
			2—3 тилакоида		4—6 тилакоидов		7—10 тилакоидов		11—20 тилакоидов		более 21 тилакоида	
	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея	парк	оранжерея
Июнь	0.74 ± 0.04	0.63 ± 0.03	42.49	36.7	49.4	34.83	8.11	19.69	0	8.47	0	0.31
Сентябрь	0.75 ± 0.03	0.72 ± 0.03	61.73	51.12	36.05	31.54	2.22	13.83	0	3.51	0	0
Январь	1.38 ± 0.07	0.51 ± 0.02	95.84	46.01	4.16	35.32	0	12.66	0	5.19	0	0.82
Февраль	1.40 ± 0.06	0.53 ± 0.01	95.32	48.95	4.36	27.14	0.32	12.14	0	10.81	0	0.96
Март	1.35 ± 0.07	0.53 ± 0.03	95.30	39.89	4.51	27.08	0.19	18.94	0	13.51	0	0.58
Июнь	0.70 ± 0.06	0.46 ± 0.02	44.85	39.55	45.48	33.23	8.89	18.16	0.79	8.34	0	0.71

гранальности, который представляет собой отношение неконтактирующих в гранах мембран тилакоидов к контактирующим, довольно близок в обоих условиях и показывает преобладание соприкасающихся в гранах мембран (табл. 3). В строме хлоропластов выявляются единичные крупные крахмальные зерна и мелкие пластоглобулы (табл. I, *а—в*; табл. 2). Бóльшие размеры хлоропластов в оранжерее обусловлены, скорее всего, бóльшими размерами крахмальных зерен (табл. 2).

Митохондрии часто тесно ассоциированы с хлоропластами и пероксисомами, они округлые на срезах, с хорошо развитой системой крист; число их на единицу площади выше в парке, чем в оранжерее (табл. 2). Эндоплазматический ретикулум развит слабо и представлен, главным образом, гранулярной формой. Встречаются лишь единичные профили срезов его цистерн, часто располагающиеся вдоль оболочки хлоропластов (табл. I, *б*, *в*).

Ранней осенью (сентябрь) у растения, произрастающего в оранжерее, в клетках мезофилла значительных изменений не наблюдается; некоторые различия обнаруживаются лишь в строении тилакоидной системы хлоропластов — несколько повышается доля гран из 2—3 тилакоидов и соответственно увеличивается коэффициент гранальности (табл. 3).

В естественных условиях в это время начинаются сезонные перестройки ультраструктуры. Снижается парциальный объем вакуоли (табл. 1), увеличивается парциальный объем митохондрий в клетке за счет повышения их числа на единицу площади среза клетки (табл. 1, 2), повышается парциальный объем хлоропластов и пероксисом за счет увеличения их размеров (табл. 1, 2), снижаются парциальный объем крахмальных зерен в хлоропластах (табл. 2) и число тилакоидов в гранах (табл. 3). На срезах часто встречаются парные хлоропласты с перетяжкой (табл. I, *а*), которые интерпретируются как делящиеся, так как впоследствии их численность возрастает (табл. 2).

Зимой (январь, февраль) в строении клеток мезофилла в условиях оранжереи по степени вакуолизации, насыщенности цитоплазмой, строению хлоропластов, митохондрий и пероксисом, их численности, размерам и расположению существенных изменений не обнаруживается (табл. II, *а*; табл. III, *а*; табл. 1, 2, 3). Можно отметить лишь снижение парциального объема крахмальных зерен и повышение числа тилакоидов в гранах; при этом коэффициент гранальности становится даже ниже, чем летом (табл. 2, 3).

У растений в естественных природных условиях к этому времени в строении клетки происходят существенные изменения. Изменяется топография органелл. Они концентрируются ближе к центру клетки, особенно около ядра (табл. II, *б*). Парциальный объем вакуоли уменьшается в 2 раза (табл. 1). При этом объем цитоплазмы существенно увеличивается за счет повышения объема цитозоля и основных органелл, размеры и/или число которых существенно увеличиваются (табл. 1, 2). Связь митохондрий с хлоропластами и пероксисомами большей частью утрачивается.

К январю число митохондрий и хлоропластов на срезе клетки достигает максимальных значений (табл. 2). Довольно часто встречаются парные хлоропласты, тилакоидные системы которых расположены под углом друг к другу (табл. IV, *а*). Такие хлоропласты считаются сливающимися, поскольку численность пластид впоследствии уменьшается (табл. 2). Изредка встречаются разрушающиеся пластиды, у которых нарушается упорядоченное расположение тилакоидов и разрушается оболочка (табл. IV, *б*). Рядом с подобными пластидами располагаются интактные органеллы. Число тилакоидов в гранах становится еще меньше; граны почти все (95 %) состоят из 2—3 тилакоидов (табл. III, *б*; табл. 3), коэффициент гранальности пластид при этом значительно увеличивается (табл. 3). Крахмальные зерна встречаются редко и становятся мельче. Их парциальный объем по сравнению с сентябрем уменьшается почти в 4 раза (табл. 2). Особенностью клеток мезофилла на зимней стадии годичного цикла является также преобразование эндоплазматического ретикулума из цистерн гранулярной формы в агранулярный ЭР везикулярного и тубулярного типа, элементы которого часто располагаются около плазмалеммы (табл. III, *в*).

Весной (март) в условиях оранжереи структура клеток по-прежнему практически не меняется и почти не отличается от летней ни по качественным, ни по количественным параметрам (табл. 1—3). Размеры хлоропластов возрастают за счет увеличения размеров крахмальных зерен (табл. 2).

В естественных условиях произрастания в целом сохраняется «зимняя» структура клеток мезофилла. По глазомерной оценке АЭР максимально развит. Хлоропласты имеют типичное световое строение с преобладанием небольших гран, состоящих из 2—3 тилакоидов (табл. 3) и соответственно высокой долей неконтактирующих в гранах мембран (тилакоиды стромы и краевые мембраны гран) (табл. 3). Профили сливающихся и разрушающихся хлоропластов встречаются часто; численность хлоропластов продолжает снижаться (табл. 3). Парциальный объем крахмальных зерен и соответственно размеры хлоропластов возрастают (табл. 3). Имеется тенденция к изменению общей топографии органелл в клетках мезофилла: хлоропласты и другие органеллы перемещаются, постепенно занимая пристенное положение, характерное для летнего периода.

К лету следующего года (июнь) в условиях оранжереи сохраняется, а в естественных условиях восстанавливается типичная структура клетки, свойственная летнему активно функционирующему мезофиллу. При этом в естественных условиях полностью восстанавливается топография органелл, которые локализуются в пристенном слое цитоплазмы. Парциальный объем вакуоли увеличивается по сравнению с мартом в 2 раза (табл. 1), снижаются число и/или размеры пероксисом, митохондрий и хлоропластов (табл. 2). Последние имеют хорошо развитую систему крупных гран (табл. 3). Элементы АЭР исчезают. Выявляются, главным образом, лишь единичные профили срезов цистерн гранулярного ретикулума.

Обсуждение

В годичном цикле в структуре клеток мезофилла хвои *Taxus cuspidata*, растущего в естественных условиях, обнаруживаются кардинальные изменения, которые касаются степени их вакуолизации и насыщенности цитоплазмой, топографии, численности и строения органелл. В зрелых клетках мезофилла тиса, растущего в оранжерее, при смене сезонов года происходят лишь незначительные изменения. Они касаются строения тилакоидной системы хлоропластов и содержания крахмала — с наступлением осени число тилакоидов в гранах несколько уменьшается, снижается также парциальный объем крахмальных зерен. Однако уже к марту и эти изменения нивелируются.

Поскольку сезонные структурные перестройки (в частности, увеличение объема цитоплазмы, уменьшение размера центральной вакуоли, развитие трубчатого агранулярного ЭР, реорганизация тилакоидной системы хлоропластов, увеличение численности митохондрий и др.) происходят только у растений, произрастающих в природной обстановке, и практически не выявляются у растений, находящихся в оранжерее, можно с определенной долей уверенности говорить о том, что низкие температуры — основное условие для формирования «зимней» структуры клетки мезофилла. Наши данные согласуются со сведениями Sagisaka с соавт. (1989), полученными при изучении сезонных изменений структуры клеток меристемы цветочных и вегетативных почек яблони и тополя, произрастающих в открытом грунте и в оранжерее. По этим сведениям, в открытом грунте в зимнее время значительно увеличивается численность митохондрий и наблюдается большое число делений пластид, тогда как у растений, находящихся в оранжерее, таких изменений не обнаружено (Sagisaka et al., 1989; Sagisaka, 1992). На уровне светового микроскопа показано также, что осенью при перенесении побега сосны, находящейся в природной обстановке, в лабораторию уже через несколько дней хлоропласты из центральной части клетки перемещаются к оболочке (Ходасевич, 1971).

Стоит обратить внимание на тот факт, что сезонные изменения ультраструктуры прямо коррелируют с развитием морозоустойчивости растений (Pomeroy, Siminovitch, 1971). Таким образом, изменения структуры клетки, которые инициируются понижением температуры во время периода холодового закаливания ранней осенью, имеют адаптивный характер. Так, большое значение придается структурным перестройкам, приводящим к уменьшению оводненности клетки (Levitt, 1980; Wisniewski, Ashworth, 1986). В частности, к ним относят снижение объема центральной вакуоли и увеличение объема цитоплазмы как за счет синтеза цитозоля, так и увеличения объема пластидома и хондриома. Активно обсуждается регуляторная роль системы сильноразвитого АЭР в процессах перераспределения свободной воды в клетке и ее движения из клетки или в клетку в осенне-зимнее время при колебаниях температур (Sauter et al., 1996; Fujikawa, Takabe, 1996; Мирославов и др., 2000).

Зимой и особенно в начале весны существует неблагоприятная, стрессовая комбинация низких температур и яркого света. Реорганизация тилакоидной системы хлоропластов в сторону светового типа строения является адаптивной реакцией, существенно снижающей возможность фотоингибирования и повреждения фотосинтетического аппарата в это время (Anderson, Andersson, 1988). Пролиферация митохондрий ранней осенью в клетках мезофилла может иметь значение для поддержания жизнедеятельности клетки в условиях пониженных температур на протяжении всего периода покоя как механизм компенсации снижения эффективности дыхания (Pihakaski, 1986; Кислюк и др., 1995).

Вместе с тем пониженные температуры могут инициировать изменения, непосредственно не связанные с формированием механизмов устойчивости клетки к зимним условиям. Во всяком случае такие изменения, как деление, слияние и разрушение хлоропластов, трудно увязать с развитием морозоустойчивости. Деление пластид, инициируемое понижением температур ранней осенью, обусловливает повышение числа хлоропластов, достигающее своего максимального значения в январе, затем начинается снижение числа хлоропластов за счет слияния органелл и их частичного разрушения. К лету следующего года (в хвое 2-го года жизни) объем пластидома вновь становится минимальным. Ранее (Мирославов и др., 1992) подобная годичная динамика численности хлоропластов была отмечена в хвое тиса остроконечного всех возрастов. Естественно, возникает вопрос: в чем суть таких преобразований пластид?

Еще В. Г. Александров и М. И. Савченко (1950) полагали, что в клетках долгоживущих тканей, таких как коровая паренхима и мезофилл вечнозеленых растений, хлоропласты со временем стареют, теряя свою функциональную активность, и должны «омолаживаться». Авторам не удалось достаточно убедительно обосновать свою точку зрения. Полученные нами данные свидетельствуют, что эти идеи были отчасти верными. В процессе деления, слияния и разрушения хлоропластов клетки ее пластидом преобразуется и в чем-то будет отличаться от пластидома клетки растения, вегетирующего в следующем году. Однако говорить в этом случае об «омоложении» хлоропластов (выражение Александрова) не следует. Скорее, здесь имеет место обновление пластид, а точнее смена популяции хлоропластов клетки.

Смена популяции хлоропластов клетки отличается от других сезонных изменений не только тем, что в процессе ее прохождения не формируются механизмы устойчивости клетки к пониженным температурам, но и тем, что последние, вероятно, являются полностью или почти полностью обратимыми, а смена популяции хлоропластов приводит, видимо, к образованию в чем-то других органелл.

Смысл этого явления, вероятно, заключается в том, что таким путем клетка по времени разделяет 2 очень важных процесса — фотосинтез и смену популяции хлоропластов. Смена популяции хлоропластов летом отрицательно сказалась бы на фотосинтезе, и клетка «налагает запрет» на этот процесс в летнее время. С наступлением осени, когда условия для фотосинтеза минимальны и хлоропласты за вегетационный период в какой-то мере деградировали, наступает время для смены популяции пластид. Длительное воздействие пониженных температур, которое наблюдается в естественных условиях закаливания ранней осенью, может рассматриваться как пусковой фактор, инициирующий зимние стадии биогенеза хлоропластов. Иными словами, низкая температура оказывается необходимым условием для развития уже сформированного многолетнего органа.

Общеизвестны примеры обязательной обработки низкими температурами для нормального развития некоторых растений. Так, пониженные температуры оказывают существенное влияние на рост и развитие ранневесенних луковичных растений. Зависимость развития генеративных органов от низких температур — хорошо известное явление у этой группы растений (Скрипчинский и др., 1968; Rietveld et al., 2000; Van der Toorn et al., 2000); также охлаждение оказывает положительное влияние и на рост их вегетативных органов (Скрипчинский, Скрипчинский, 1961; Печеницын, 1990; Van der Toorn et al., 2000). Еще один пример — индукция прорастания семян многих растений умеренного климата пониженными температурами (холодная стратификация). Многие особенности периода покоя семян и почек древесных растений довольно сходны (Dennis, 1996), и для развития почек большинства древесных растений умеренного климата также необходим холод (Витковский, 1963). Низкие температуры требуются не только для индукции покоя и повышения морозоустойчивости, но и для нормального роста побега впоследствии, так как выход почки из состояния глубокого покоя возможен только после экспозиции растения в холоде (Lloyd et al., 1996). При этом сумма низких температур, необходимая для выхода из глубокого покоя, варьирует в зависимости от вида и физиологического состояния растения (Champagnat, 1983). В опытах Sagisaka (1992) показано, что после выхода из состояния глубокого покоя в середине января—начале февраля в пластидах клеток апикальной меристемы почек *Populus euroamericana* формируются проламеллярные тела. У растений, помещенных в оранжерею, таких изменений не наблюдается, а почки не распускаются в положенные сроки. Как полагает автор, последовательность реакций, включающих в себя возобновление роста, может быть тесно связана с формированием проламеллярных тел, которое в свою очередь зависит от влияния низких температур.

Таким образом, положительное влияния низких температур на нормальное развитие растений — явление не столь уж редкое. Однако практически ничего не известно о структурных преобразованиях в клетке, которые происходят в этих случаях. Дальнейшая разработка данной проблемы позволит вскрыть закономерности мало изученной, глубоко скрытой от нас и чрезвычайно важной стороне жизни растений умеренного климата, протекающей в зимнее время.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48571).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Савченко М. И. О состоянии зеленых пластид коры деревьев в зимний период (к проблеме индивидуальности пластид и омоложения растительной клетки) // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 7. Вып. 1. С. 5—81.

Витковский В. Л. Стадийное развитие почек древесных растений // Физиол. раст. 1963. Т. 10. № 2. С. 148—157.

Кислюк И. М., Мирославов Е. А., Палеева Т. В. Стимуляция дыхания листьев пшеницы и пролиферация митохондрий в их клетках под влиянием охлаждения // Физиол. раст. 1995. Т. 42. № 4. С. 603—606.

Котеева Н. К. Изменение ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега *Pinus sylvestris* L. (*Pinaceae*) в годичном цикле // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 10—23.

Мирославов Е. А., Алексеева О. А., Наумова Л. В. К проблеме обновления хлоропластов // Цитология. 1992. Т. 34. № 6. С. 28—32.

Мирославов Е. А., Котеева Н. К., Бармичева Е. М. В клетках мезофилла ранневесенних эфемероидов развивается агранулярный эндоплазматический ретикулум // Цитология. 2000. Т. 42. № 11. С. 1014—1025.

Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В. Влияние пониженной температуры на рост и развитие весенне-цветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 949—958.

Скрипчинский В. В., *Скрипчинский Вл. В.*, *Шевченко Г. Г.* Роль температуры в годичном цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1233—1245.

Печеницын В. П. Влияние температуры на морфогенез среднеазиатских тюльпанов. Ташкент, 1990. 82 с.

Ходасевич Э. В. Состояние фонда пигментов и пластид в онтогенезе листа хвойных // Проблемы биосинтеза хлорофиллов. Минск, 1971. С. 173—198.

Anderson J. M., *Andersson B.* The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion // TIBS. 1988. Vol. 13. N 9. P. 351—355.

Bravo L. A., *Close T. J.*, *Corcuera L. J.*, *Guy C. L.* Characterization of an 80-kDa dehydrin-like protein in barley responsive to cold acclimation // Physiol. Plant. 1999. Vol. 106. P. 177—183.

Cloutier I., *Andrews C. J.* Efficiency of cold hardiness induction by desiccation stress in four winter cereals // Plant Physiol. 1984. Vol. 76. P. 595—598.

Champagnat P. Quelques réflexions sur la dormance des bourgeons des végétaux ligneux // Physiol. Vég. 1983. Vol. 21. P. 607—618.

Dennis F. G. A physiological comparison of seed and bud dormancy // Plant dormancy: physiology, biochemistry and molecular biology. 1996. P. 47—56.

Danyluk J., *Perron A.*, *Houde M.* et al. Accumulation of an acidic dehydrin in the vicinity of the plasma membrane during cold acclimation of wheat // Plant Cell. 1998. Vol. 10. P. 623—638.

Eklund L., *Little C. H. A.*, *Riding R. T.* Concentrations of oxygen and indole-3-acetic acid in the cambial region during latewood formation and dormancy development in *Picea abies* stems // J. Exp. Bot. 1998. Vol. 49. P. 205—211.

Fujikawa S., *Takabe K.* Formation of multiplex lamellae by equilibrium slow freezing of cortical parenchyma cells of mulberry and its possible relationship to freezing tolerance // Protoplasma. 1996. Vol. 190. P. 189—203.

Griffith M., *Antikainen M.*, *Hon W. C.* et al. Antifreeze proteins in winter rye // Physiol. Plant. 1997. Vol. 100. P. 327—332.

Guy C. L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Molec. Biol. 1990. Vol. 41. P. 187—223.

Kuroda H., *Sagisaka S.* Ultrastructural changes in cortical cells of apple (*Malus pumila* Mill.) associated with cold hardiness // Plant Cell Physiol. 1993. Vol. 34. P. 357—365.

Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. Vol. I. Chilling, freezing, and high temperature stresses. New York, 1980. 497 p.

Lloyd A. D., *Mellerowicz E. J.*, *Riding R. T.*, *Little C. H. A.* Changes in nuclear genome size and relative ribosomal RNA gene content in cambial region cells of *Abies balsamea* shoots during the development of dormancy // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. P. 290—298.

Miroslavov E. A., *Alexeeva O. A.*, *Naumova L. A.*, *Laberche J.-Cl.*, *Telepova-Texier M. N.* Seasonal chloroplast evaluation at *Taxus cuspidata* and *Phellodendron amurense* // Rev. Biol. Cytol. Vég.—Bot. 1999. Vol. 22. P. 9—17.

Niki T., *Sakai A.* Ultrastructural changes related to frost hardiness in the cortical parenchyma cell from mulberry twigs // Plant Cell Physiol. 1981. Vol. 22. P. 171—183.

Pihakaski S. Quantitative seasonal variation in mitochondrial ultrastructure of mesophyll cells of *Diapensia lapponica* L. with reference to some effects of fixative osmolality // Protoplasma. 1986. Vol. 131. P. 107—117.

Pomeroy M. K., *Siminovitch D.* Seasonal cytological changes in secondary phloem parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* in relation to cold hardiness // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. P. 787—795.

Rietveld P. L., *Wilkinson C.*, *Franssen H. M.* et al. Low temperature sensing in tulip (*Tulipa gesneriana* L.) is mediated through an increased response to auxin // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. P. 587—594.

Ristic Z., *Ashworth E. N.* Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* L. (Heyn) cv. Columbia during rapid cold acclimation // Protoplasma. 1993. Vol. 172. P. 111—123.

Sagisaka S. A cold environment is prerequisite for formation of «plastid initials» in winter buds of poplar // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. P. 1657—1663.

Sagisaka S., *Asada M.*, *Kuroda H.* Dormancy breaking is followed by mitochondria proliferation in poplar and apple trees in milieu of midwinter // Plant Cell Physiol. 1989. Vol. 30. P. 79—84.

Sauter J. J., *Wisniewski M. E.*, *Witt W.* Interrelationships between ultrastructure, sugar levels, and frost hardiness of ray parenchyma cells during frost acclimation and deacclimation in poplar (*Populus* × *canadensis* Moench [*robusta*]) wood // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 149. P. 451—461.

Steponkus P. L. Role of plasma membrane in freezing injury and cold acclimation // Ann. Rev. Plant Physiol. 1984. Vol. 35. P. 543—584.

Thomashow M. F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Molec. Biol. 1999. Vol. 50. P. 571—599.

Van der Toorn A., *Zemah H.*, *Van As H.* et al. Developmental changes and water status in tulip bulbs during storage: visualization by NMR imaging // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. P. 1277—1287.

Verhoeven A. S., *Adams III W. W.*, *Demmig-Adams B.* et al. Xanthophyll cycle pigment localization and dynamics during exposure to low temperatures and light stress in *Vinca major* // Plant Physiol. 1999. Vol. 120. P. 727—737.

Wisniewski M. E., *Ashworth E. N.* A comparison of seasonal ultrastructural changes in stems of peach (*Prunus persica*) that exhibit contrasting mechanisms of cold hardiness // Intern. J. Plant Sci. 1986. Vol. 147. P. 407—417.

Wisniewski M. E., *Webb R.*, *Balsamo R.* et al. Purification, immunolocalization, cryoprotective, and antifreeze activity of PCA60: A dehydrin from peach (*Prunus persica*) // Physiol. Plant. 1999. Vol. 105. P. 600—608.

SUMMARY

The ultrastructure of mesophyll cells in *Taxus cuspidata* grown both outdoors and indoors was studied during the annual cycle. In autumn the plants growing outdoors sharply decrease the vacuolar volume density, form the tubular and the vesicular smooth endoplasmic reticulum, increase the number of mitochondria. Chloroplasts and other organelles are randomly dispersed in the cytoplasm. The thylakoid system is reorganized, the starch contents reduces. The chloroplasts divide and their number increases. In the middle of the winter, fusion and less often destruction of the plastids is observed; by summer the number of chloroplasts gradually decreases down to the level of the last summer. Other winter structural features of the mesophyll cells are also reversible. The structure of the mesophyll cells of the plant grown indoors shows only insignificant changes. They mainly concern the structure of the chloroplast thylakoid system. The comparative analysis of both original and published data allows to consider the temperature as a factor initiating the seasonal changes in the mesophyll ultrastructure.

УДК (582.842.2 + 581.82)(-924.7/9)

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© В. В. Никитин

ПРИМЕНЕНИЕ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА В СИСТЕМАТИКЕ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ И КАВКАЗСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

V. V. NIKITIN. APPLICATION OF FEATURES OF LEAF ANATOMY IN TAXONOMY OF EAST EUROPEAN AND CAUCASIAN SPECIES OF THE GENUS *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: nikitin@herb.bin.ras.spb.ru

Поступила 01.10.1997
Окончательный вариант получен 06.07.2000

Обобщаются данные оригинальных исследований анатомического строения листа восточноевропейских и кавказских представителей рода *Viola* L. Дополняются известные сведения по анатомии вегетативных органов фиалок. Исследованы поперечные срезы листовых пластинок и черешков, а также эпидерма листовой пластинки 210 образцов, относящихся к 30 видам и 3 межвидовым гибридам. Выявлены неизвестные ранее признаки, находящие применение в диагностике таксонов разного ранга. Наиболее важными являются наличие или отсутствие бурых танинсодержащих клеток в эпидерме листовой пластинки, образование и положение колленхимы и одревесневших элементов в листовых пластинках и черешках, число проводящих пучков в черешке.

Ключевые слова: *Viola*, *Violaceae*, анатомическое строение, лист.

Род *Viola* L. насчитывает около 500 видов, распространенных по всему земному шару. Определение фиалок осложняется интенсивной межвидовой гибридизацией, что приводит к возникновению проблем в таксономии группы. С момента выхода монографической обработки рода во «Флоре СССР» (Клоков, 1949; Юзепчук, 1949) накопился большой таксономический и сравнительно-морфологический материал, нуждающийся в уточнениях и критическом пересмотре.

Анатомия вегетативных органов фиалок изучена довольно слабо. Известно несколько работ, в которых делаются попытки применить анатомические данные в систематике рода (Kupffer, 1903; Rössler, 1943; Сауткина, Горошко, 1988). Немного удается почерпнуть и из специальных морфологических обработок отдельных видов (Kraemer, 1897; Meyer, 1916), и из монографий, посвященных анатомии покрытосеменных (Solereder, 1908; Metcalfe, Chalk, 1950). Литературные данные о строении листовой пластинки фиалок на поперечном срезе крайне скудны и недостаточны для использования в систематике и диагностике видов рода. В большей мере исследовано анатомическое строение эпидермы листовой пластинки. Так, еще K. Reiche (1893) отмечал, что на листовых пластинках некоторых чилийских видов фиалок имеются бурые точки или штрихи, образуемые группами темных клеток, и указывал, что окрашивающие эти клетки вещества не относятся к ароматическим. K. Kupffer (1903) констатировал наличие бурых железок («Drusen») в эпидерме листа *V. uliginosa*. G. Hegi (1925), дополняя Kupffer, указывал, что секреторные клетки имеются не только у *V. uliginosa*, но и у некоторых форм *V. canina*. C. Skottsberg (1940), исследуя анатомию гавайских видов фиалок, обнаружил клетки с бурым содержимым в эпидерме и мезофилле листовой пластинки и в других органах *V. mauensis* Mann. и *V.* × *luciae* Skottsberg. Он предположил камедевидную или смоловидную («gum-resin») природу веществ, окрашивающих эти клетки, но не привел каких-либо доказательств этого. M. Joachimowitz (1917) предложила свою методику для определения дубильных веществ и обнаружила таковые в эпидерме листовых пластинок 3 видов рода *Viola*. W. Rössler (1943) использовал качественные реакции для определения дубильных веществ, предложенные O. Lindt (1885) и M. Joachimowitz (1917), и предпринял специальное исследование секреторных клеток в листовых пластинках 73 (!) европейских видов из различных секций рода *Viola*. Содержащиеся в секреторных клетках пигментные вещества Rössler назвал флороглюкотаноидами («Phloroglycotannoide») и показал, что наличие или отсутствие секреторных клеток позволяет диагностировать различные группы рода. Он также утверждал, что группы с подобными клетками более примитивны.

Данные по анатомии черешка фиалок можно найти в работах C. Metcalfe, L. Chalk (1950) и Т. А. Сауткиной, А. А. Горошко (1988). Первые указывают, что для рода *Viola* характерны черешки с крупным центральным проводящим пучком в форме полумесяца, который может сопровождать ограниченное число менее крупных боковых пучков. Сауткина и Горошко предприняли попытку использовать признаки анатомического строения черешка для диагностики 6 розеточных видов фиалок. Они считают возможным применять в качестве диагностических такие признаки, как число сосудов в ксилемном луче центрального проводящего пучка (5 у *V. palustris* L. и *V. selkirkii* Pursch ex Goldie, 6 у *V. hirta* L., *V. collina* Bess. и *V. epipsila* Ledeb., 8 у *V. odorata* L.) и длина крыловидных выростов черешка.

Цель данной статьи — выявление анатомо-морфологических признаков строения листа в роде *Viola*, которые можно использовать в диагностике таксонов разного ранга, а также суммировать и найти применение в систематике накопленным к настоящему времени литературным данным.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили растения, собранные во время экспедиционных и экскурсионных поездок 1982—1983 гг. в центральных районах Европейской России (Рязанская, Тульская, Московская, Воронежская, Липецкая, Орловская, Тамбовская, Горьковская и Пензенская области и Республика Мордовия) и на Кавказе (разные районы) в 1986—1987 гг. Всего исследовано около 210 образцов (особей), относящихся к 30 видам и 4 межвидовым гибридам. Изучены европейские и кавказские виды и гибриды подрода *Viola* из секций *Trigonocarpea* Godr. (*V. canina* L., *V.* × *klingeana* (Kupff.) W. Beck., *V. montana* L. (= *V. elatior* Fries), *V.* × *neglecta* F.W. Schm., *V. nemoralis* Kütz. (= *V. montana* auct. non L.), *V. persicifolia* Schreb., *V. reichenbachiana* Jord., *V. riviniana* Reichenb., *V. rupestris* F. W. Schm. subsp. *rupestris*, *V. tanaitica* Grosset, *V. uliginosa* Bess.), *Mirabiles* (Borb.) Vl. Nikit. (*V. mirabilis* L.), *Viola* (*V. ambigua* Waldst. et Kit., *V. collina* Bess., *V. hirta* L., *V. odorata* L., *V. suavis* Bieb., *V. thomasiana* Song. et Perr. *V.* × *vindobonensis*), *Plagiostigma* Godr. (*V. epipsila* Ledeb., *V. epipsiloides* A. et D. Löve, *V. palustris* L., *V.* × *ruprechtiana* Borb.), *Estolonosae* (Kupff.) Vl. Nikit. (*V. somchetica* C. Koch), *Adnatae* (W. Beck.) Vl. Nikit. (*V. selkirkii*) и *Dischidium* Ging. (*V. biflora* L., *V. caucasica* Kolenati ex Rupr.); а также из секций *Caudicales* (Kupff.) Klok. (*V. oreades* Bieb., *V. minuta* Bieb. subsp.

dagestanica (Rupr.) Vl. Nikit.) и *Melanium* Ging. (*V. tricolor* L., *V. matutina* Klok., *V. arvensis* A.J. Murr., *V. occulta* Lehm.), подрода *Melanium* (Ging.) Peterm. Каждый вид, как правило, изучен на примере образцов из 2—3 местонахождений. Анализировалось анатомическое строение листовой пластинки на поперечных срезах в центральной части в области средней жилки и черешка в средней части (мезопециоль), а также эпидермы листовой пластинки с абаксиальной и адаксиальной сторон.

Растения фиксировали в 70 %-м спирте. Срезы получали на салазочном микротоме или бритвой от руки. Препараты эпидермы изготавливали путем мацерации участка листовой пластинки в концентрированной азотной кислоте в течение 1—2 с при кипячении. Для различения верхней и нижней эпидермы на мацерированном материале участок пластинки вырезали в форме прямоугольной трапеции. Временны́е препараты обрабатывали флороглюцином с соляной кислотой, суданом IV, хлоридом железа, уксусно-кислой медью, раствором иода в водном растворе иодистого калия и другими реактивами по обычным методикам. Препараты сохраняли заключенными в глицерин, рассматривали на микроскопе МБИ-3 и зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-1.

Результаты исследования

I. Строение листовой пластинки

Листья исследованных нами видов фиалок, простые, по краю зубчатые или городчато-зубчатые, плоские у мелколистных видов или слегка угловато-сложенные по средней жилке у крупнолистных. Толщина пластинки в удаленных от жилок ме́стах колеблется в пределах от 0.2 до 0.5 мм, а в области средней жилки — от 0.2 до 1.5 мм. Листья всех изученных нами видов — дорсивентральные, мезофилл дифференцирован на палисадный и губчатый. У видов, имеющих стеблевые и розеточные листья, не замечено существенных различий в анатомическом строении стеблевых и розеточных листовых пластинок.

Под эпидермой над и под жилками у всех исследованных видов секций *Trigonocarpea*, *Viola*, *V. somchetica*, *V. epipsiloides* и *V. caucasica* имеются тяжи уголковой колленхимы, что отличает их от других таксонов (сравни рис. 1, *1—5*, *10*, *11*; 2, *2—8* и 1, *7—9*, *12—14*). Возможно использование этого признака при разграничении систематически и морфологически близких *V. epipsila* (рис. 1, *7*) и *V. epipsiloides* (рис. 2, *8*). Диагностическое значение имеет то, что у *V. caucasica* в отличие от всех других видов (в том числе и от очень близкого вида *V. biflora*) тяжи колленхимы примыкают, как к эпидерме, так и к ксилеме и флоэме проводящих пучков сверху и снизу. У других таксонов они отделены от пучков участками основной паренхимы (рис. 1; сравни *10*, *11* и *8*, *9*).

В секц. *Viola* отмечены тяжи колленхимоподобной ткани, непосредственно примыкающие к ксилеме и флоэме проводящих пучков и отделенные от расположенных под эпидермой тяжей колленхимы участками паренхимы (рис. 1, *4*). Морфологически клетки этой ткани напоминают клетки обычной уголковой колленхимы, но мельче их, да и само расположение этой ткани не типично для колленхимы. Данный признак имеет важное диагностическое значение и позволяет уверенно отличать виды секц. *Viola*.

Для систематики и диагностики имеет значение и форма средней жилки на поперечном срезе. Обычно она выступает над соседними участками листовой пластинки примерно одинаково с адаксиальной и абаксиальной сторон листа (у *Viola rupestris* subsp. *rupestris*: рис. 1, *1*, *2*; *V. montana* L. (= *V. elatior*): рис. 1, *3* и др.). Иногда ткани центральной жилки находятся на одном уровне с соседними участками листовой пластинки (как у *V. caucasica*: рис. 1, *10*, *11*) или несколько выступают с одной из сторон. Этот признак позволяет разграничивать некоторые виды (табл. 1; рис. 1, 2).

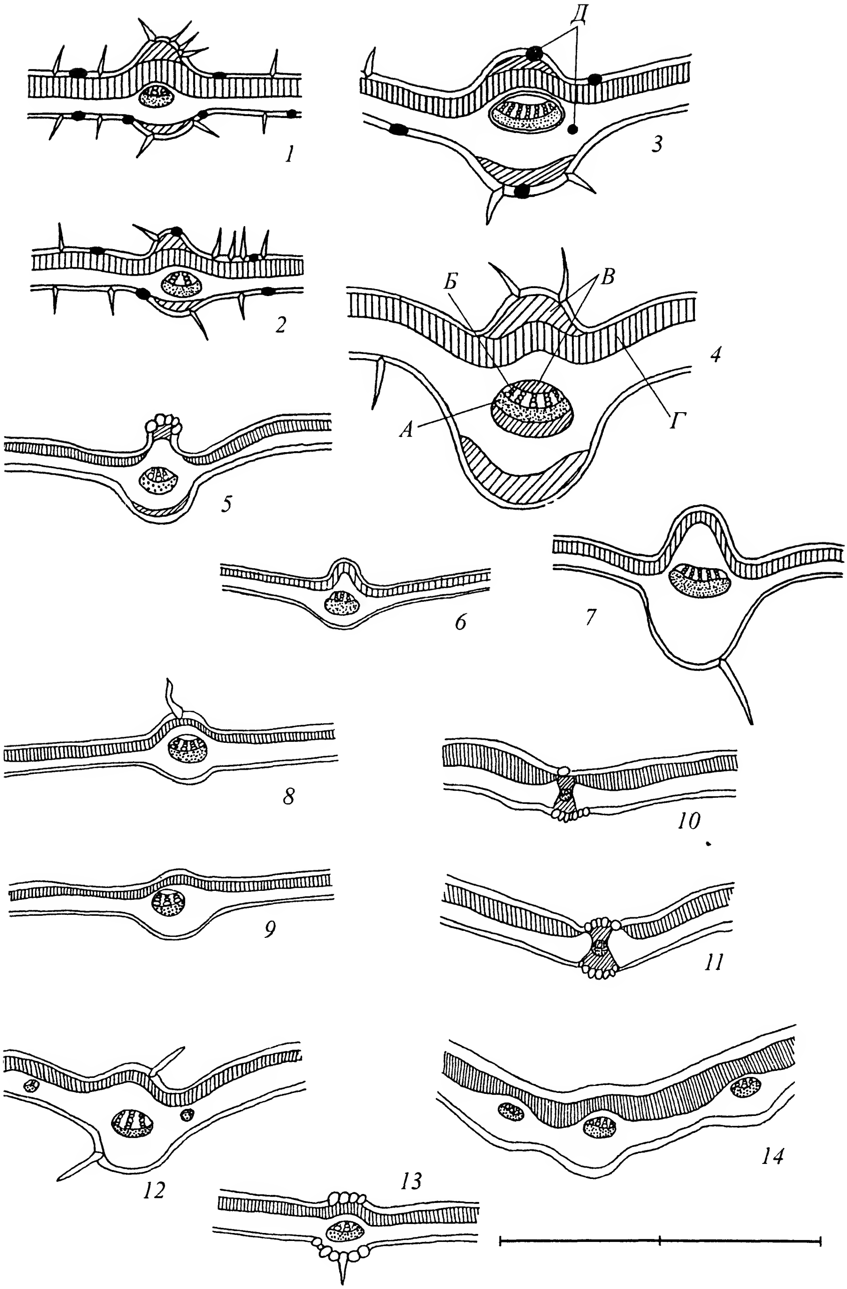


Рис. 1. Поперечный срез листовой пластинки *Viola*.

1 — *V. rupestris* subsp. *rupestris* (*СТ*); *2* — он же (*РЛ*); *3* — *V. montana* (= *V. elatior*); *4* — *V. hirta*; *5* — *V. somchetica*; *6* — *V. selkirkii*; *7* — *V. epipsila*; *8* — *V. biflora* (*СТ*); *9* — он же (*РЛ*); *10* — *V. caucasica* (*СТ*); *11* — он же (*РЛ*); *12* — *V. matutina*; *13* — *V. arvensis*; *14* — *V. occulta*. Сокращения здесь и на рис. 2: *СТ* — листовые пластинки стеблевых листьев; *РЛ* — листовые пластинки розеточных листьев. Обозначения: *А* — флоэма; *Б* — ксилема; *В* — колленхима; *Г* — столбчатый мезофилл; *Д* — секреторные клетки. Масштабная линейка: 1 мм.

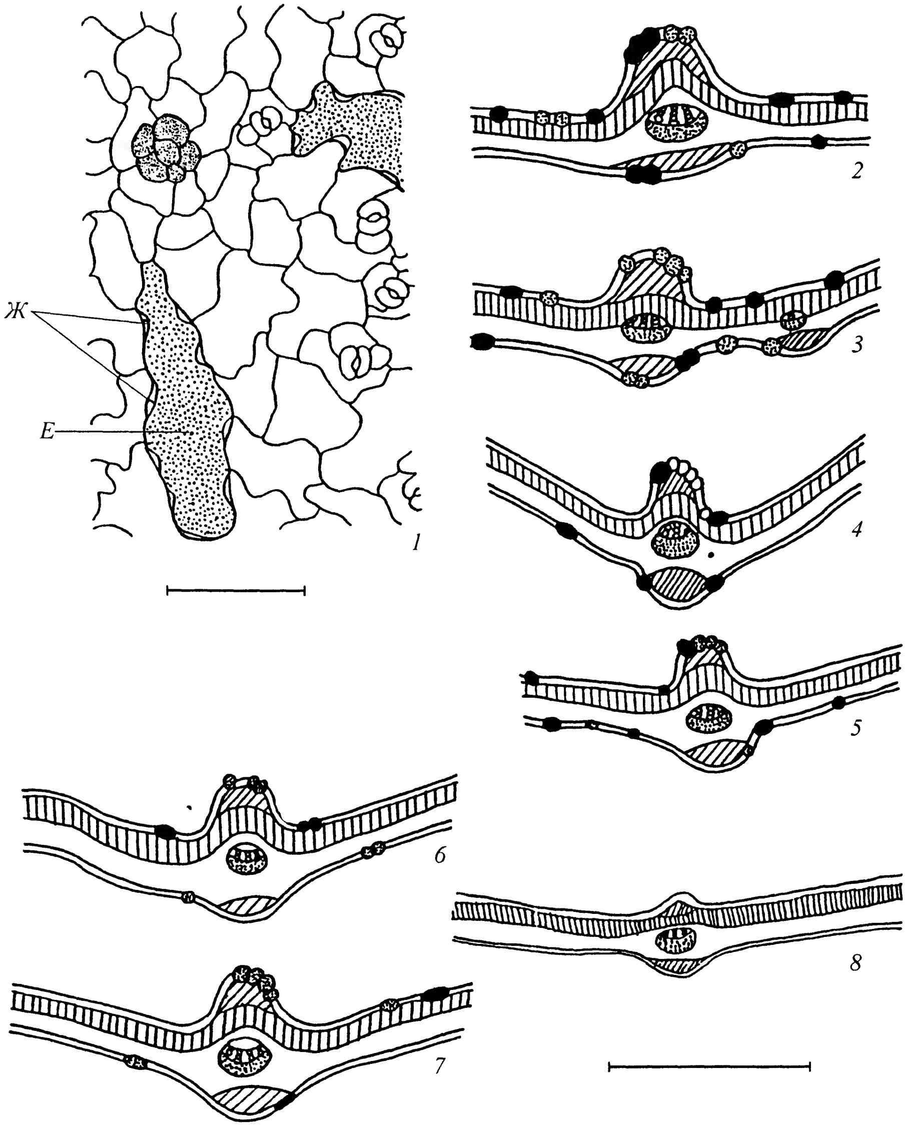


Рис. 2. Поперечные срезы листовых пластинок фиалок и гидатода в эпидерме листовой пластинки *V. persicifolia*.

1 — гидатода в эпидерме листовой пластинки *V. persicifolia*; *2* — *V. tanaitica* (*СТ*); *3* — он же (*РЛ*); *4* — *V. riviniana* (СТ); *5* — он же (*РЛ*); *6* — *V. reichenbachiana* (*СТ*); *7* — он же (*РЛ*); *8* — *V. epipsiloides*. Обозначения: *Е* — секреторная клетка эпидермы (вид с поверхности), *Ж* — выдавливание радиальных стенок секреторной клетки. Остальные сокращения и обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1* — 0.1 мм, *2—8* — 1 мм.

Характеристика эпидермы листовой пластинки

Листовые пластинки изученных нами видов амфистоматические (рис. 3, *11—16*, *21—24*, *27—30*; 4, *1*, *2*, *5*, *6*, *13—16*, *21*—24, *27—30*) или гипостоматические (рис. 3, *1—10*, *17—20*, *25*, *26*; 4, *3*, *4*, *7*, *8*, *17—20*, *25*, *26*). Эпистоматические листовые пластинки, отмеченные C. Metcalfe и L. Chalk (1950) у *V. tridentata* Menz и *V. muscoides* Philippi, нами не обнаружены. Устьичный аппарат обычно анизоцитный (круцифероидный) или аномоцитный (ранункулоидный) (рис. 3, 4). Это расходится

ТАБЛИЦА 1

Признаки анатомического строения листовой пластинки в роде *Viola* L.

Таксоны	Поперечный срез листовой пластинки					Наличие идиобластов в эпидерме листовой пластинки
	колленхима		средняя жилка листовой пластинки			
	тяжи		выступает более с абаксиальной стороны	выступает одинаково с обеих сторон	выступает более с адаксиальной стороны	
	примыкают к эпидерме	примыкают к проводящим пучкам				
Sect. *Trigonocarpea* Godr.						
Viola canina	+	—		+		+
V. × *klingeana*	+	—		+		+
V. montana	+	—		+		+
V. × *neglecta*	+	—		+		+
V. nemoralis	+	—		+		+
V. persicifolia	+	—		+		+
V. reichenbachiana	+	—	+			+
V. riviniana	+	—	+			+
V. rupestris subsp. *rupestris*	+	—		+		+
V. tanaitica	+	—	+			+
V. uliginosa	+	—		+		+
Sect. *Mirabiles* (Nym. ex Borb.) Vl.Nikit.						
V. mirabilis	+	—		+		+
Sect. *Viola*						
V. ambigua	+	+		+		—
V. collina	+	+		+		—
V. hirta	+	+		+		—
V. odorata	+	+		+		—
V. suavis	+	+		+		—
V. thomasiana	+	+		+		—
V. × *vindobonensis*	+	+		+		—
Supersect. *Plagiostigma* (Godr.) Vl.Nikit.						
V. epipsila					+	—
V. epipsiloides	+			+		—
V. somchetica	+			+		—
V. palustris					+	Очень редко
V. × *ruprechtiana*					+	—
V. selkirkii				+		—
Sect. *Dischidium* Ging.						
V. biflora				+		—
V. caucasica	Тяжи колленхимы одновременно касаются эпидермы и проводящих пучков		Средняя жилка находится на одном уровне с соседними участками листовой пластинки			—
Subgen. *Melanium* (Ging.) Peterm.						
V. arvensis	—	—		+		—
V. matutina	—	—		+		—
V. minuta subsp. *dagestanica*	—	—		+		—
V. occulta	—	—		+		—
V. oreades	—	—		+		—
V. tricolor	—	—		+		—

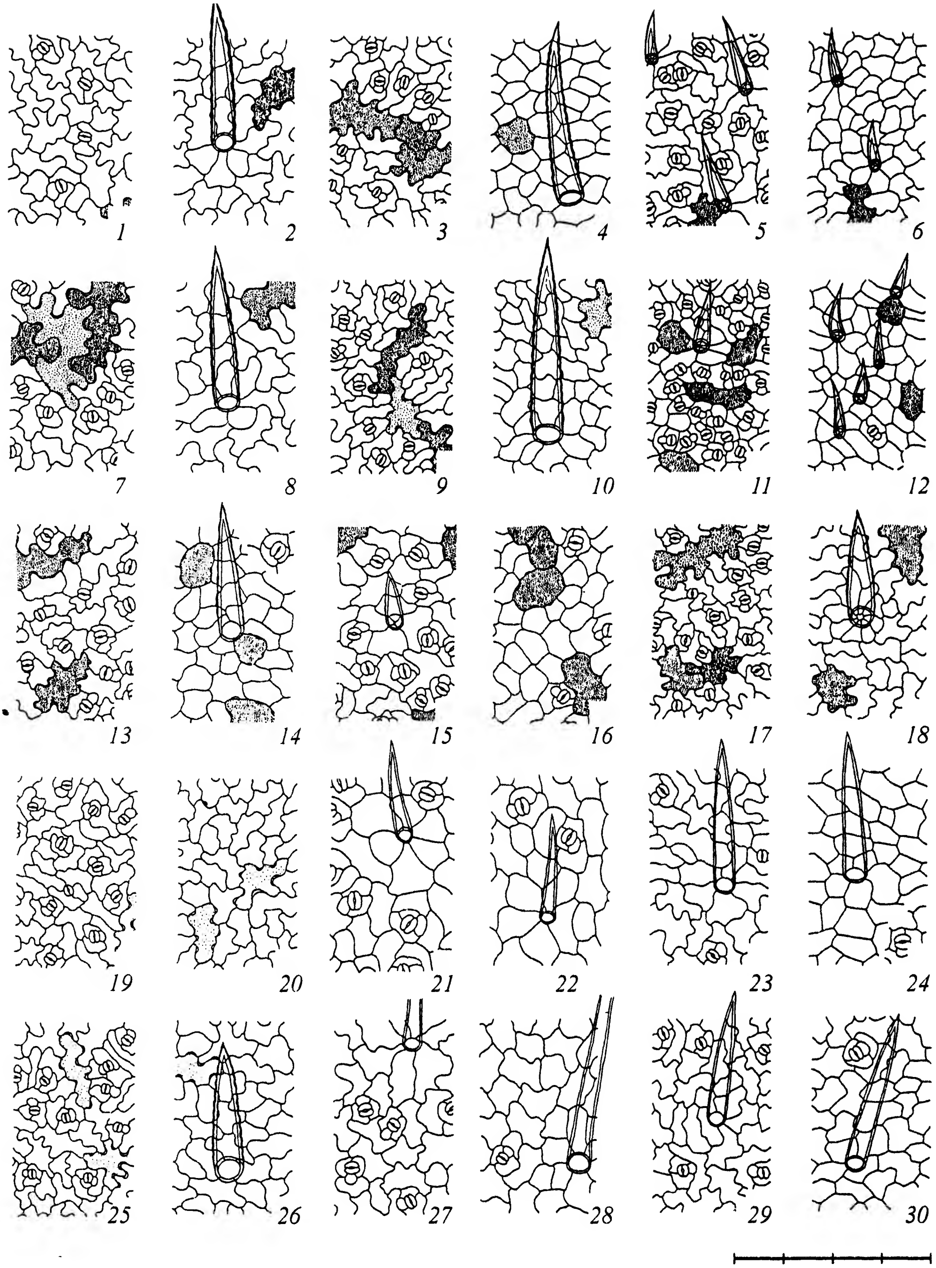


Рис. 3. Строение эпидермы листовой пластинки у представителей секций *Trigonocarpea*, *Mirabiles* и *Viola*.

1 — *Viola riviniana* (*НСТ*); *2* — он же (*ВСТ*); *3* — *V. reichenbachiana* (*НСТ*); *4* — он же (*ВСТ*); *5* — *V. rupestris* subsp. *rupestris* (*НСТ*); *6* — он же (*ВСТ*); *7* — *V. riviniana* (*НР*); *8* — он же (*ВР*); *9* — *V. reichenbachiana* (*НР*); *10* — он же (*ВР*); *11* — *V. rupestris* subsp. *rupestris* (*НР*); *12* — он же (*ВР*); *13* — *V. montana* (= *V. elatior*) (*НЭП*); *14* — он же (*ВЭП*); *15* — *V. canina* subsp. *canina* (*НЭП*); *16* — он же (*ВЭП*); *17* — *V. uliginosa* (*НЭП*); *18* — он же (*ВЭП*); *19* — *V. mirabilis* (*НСТ*); *20* — он же (*ВСТ*); *21* — *V. ambigua* (*НЭП*); *22* — он же (*ВЭП*); *23* — *V. odorata* (*НЭП*); *24* — он же (*ВЭП*); *25* — *V. mirabilis* (*НР*); *26* — он же (*ВР*); *27* — *V. collina* (*НЭП*); *28* — он же (*ВЭП*); *29* — *V. suavis*-(*НЭП*); *30* — он же (*ВЭП*). Сокращения: *ВЭП* и *НЭП* — верхняя и нижняя эпидерма листовой пластинки; *ВСТ* и *НСТ* — верхняя и нижняя эпидерма стеблевых листьев; *ВР* и *НТ* — верхняя и нижняя эпидерма розеточных листьев. Обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка: 0.1 мм.

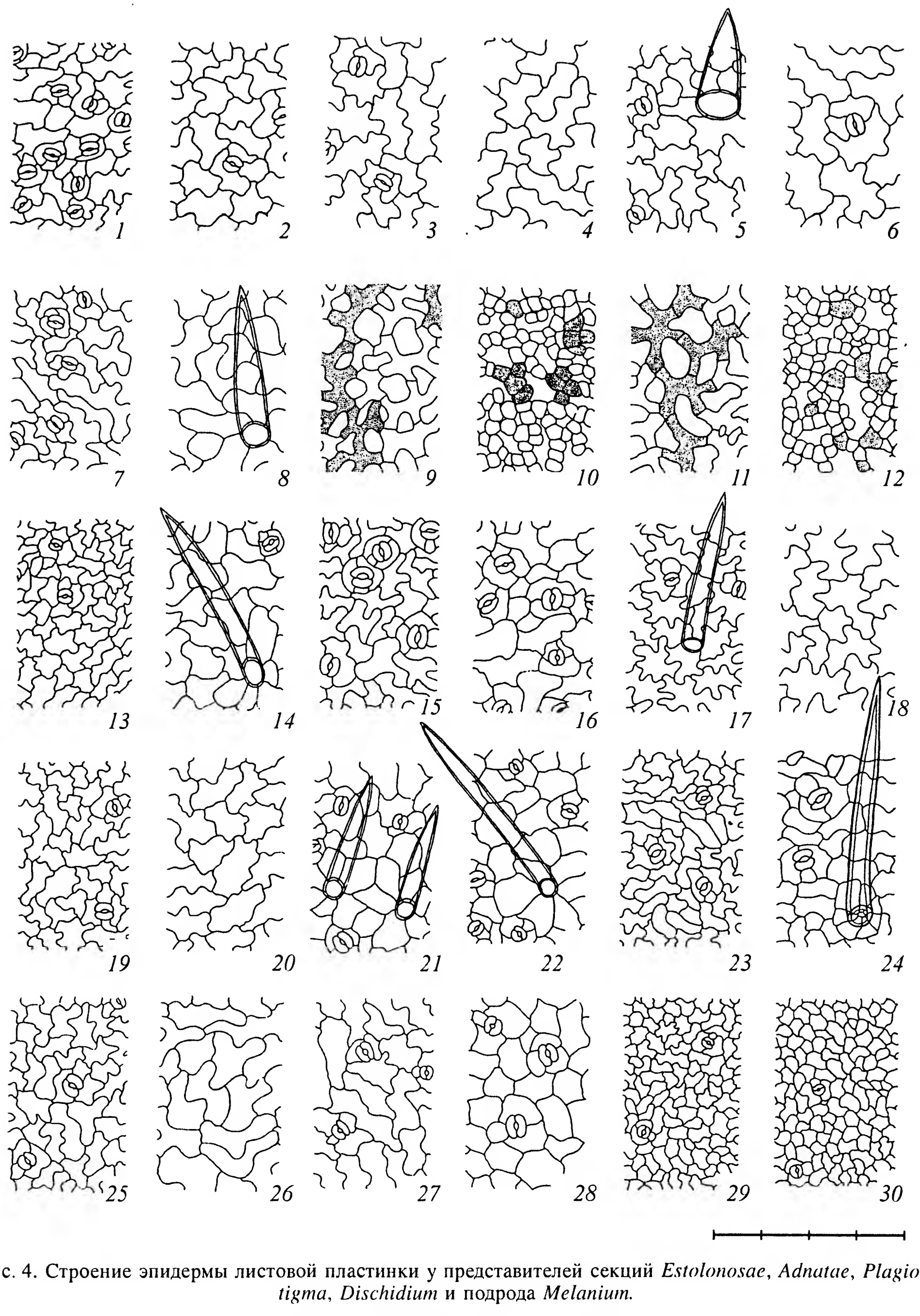


Рис. 4. Строение эпидермы листовой пластинки у представителей секций *Estolonosae*, *Adnatae*, *Plagiostigma*, *Dischidium* и подрода *Melanium*.

1 — *V. somchetica* (*НЭП*); *2* — он же (*ВЭП*); *3* — *V. palustris* (*НЭП*); *4* — он же (*ВЭП*); *5* — *V.* × *ruprechtiana* (*НЭП*); *6* — он же (*ВЭП*); *7* — *V. selkirkii* (*НЭП*); *8* — он же (*ВЭП*); *9* — *V. palustris* — губчатый мезофилл с секреторными танинсодержащими клетками, расположенный под нижней эпидермой листовой пластинки; *10* — он же — столбчатый мезофилл с секреторными танинсодержащими клетками, расположенный под верхней эпидермой листовой пластинки; *11* — *V.* × *ruprechtiana* — губчатый мезофилл с секреторными танинсодержащими клетками, расположенный под нижней эпидермой листовой пластинки; *12* — он же — столбчатый мезофилл с секреторными танинсодержащими клетками, расположенный под верхней эпидермой листовой пластинки; *13* — *V. biflora* (*НСТ*); *14* — он же (*ВСТ*); *15* — *V. oreades* (*НЭП*); *16* — он же (*ВЭП*); *17* — *V. epipsila* (*НЭП*); *18* — он же (*ВЭП*); *19* — *V. biflora* (*НР*); *20* — он же (*ВР*); *21* — *V. minuta* subsp. *dagestanica* (*НЭП*); *22* — он же (*ВЭП*); *23* — *V. tricolor* (*НЭП*); *24* — он же (*ВЭП*); *25* — *V. matutina* (*НЭП*); *26* — он же (*ВЭП*); *27* — *V. arvensis* (*НЭП*); *28* — он же (*ВЭП*); *29* — *V. occulta* (*НЭП*); 30 — он же (*ВЭП*). Сокращения и обозначения те же, что и на рис. 3. Масштабная линейка: 0.1 мм.

с данными Metcalfe и Chalk (1950), характеризующими его как переходный между круцифероидным и рубиацеоидным (парацитным).

Эпидерма сложена округло-многоугольными, вытянутыми и распластанными в плане клетками с извилистыми, зигзагообразными или прямыми радиальными стенками (все термины по С. Ф. Захаревичу, 1954). Размеры клеток варьируют в пределах от 0.03 до 0.3 мм.

В эпидерме видов секц. *Trigonocarpea* обнаружены секреторные клетки (идиобласты), что согласуется с данными Rössler (1943). Они представляют собой несколько более крупные, чем соседние, буроватые, равномерно пигментированные клетки (рис. 2, *1*; 3, *1—18*), становящиеся ярко красными после обработки по Яхимович (Joachimowitz, 1917) или по Линдту (Lindt, 1885). На их антиклинальных стенках в зоне контакта с соседними идиобластами или эпидермальными клетками имеются блюдцевидные или мешковидные вдавливания клеточной стенки, направленные в полости соседних клеток или в полость идиобласта (рис. 2, *1*). Диаметр вдавливаний меньше ширины (высоты) радиальных стенок, на которых они расположены.

Идиобласты отмечены в мезофилле листа *V. palustris* и *V.* × *ruprechtiana* из секц. *Plagiostigma* (рис. 4, *9—12*). Последний является гибридом *V. palustris* и близким к нему *V. epipsila*, у которого мы не обнаружили секреторных клеток. Rössler (1943) указывал субэпидермальные секреторные клетки не только у *V. palustris*, но и у *V. epipsila*. Расхождения, по-видимому, объясняются тем, что Rössler вместо типичной *V. epipsila* исследовал морфологически трудно отличимый гибрид *V. epipsila* × *palustris* (= *V.* × *ruprechtiana*). Интенсивность окраски идиобластов в мезофилле листа *V.* × *ruprechtiana* меньше, чем в мезофилле *V. palustris*. Сходная картина отмечалась C. Skottsberg (1940) для секреторных клеток в эпидерме листа *V. robusta* Hielbr. (идиобластов нет), *V. mauensis* Mann. (идиобласты есть) и *V.* × *luciae* Skottsberg (= *V. mauensis* × *robusta*) (идиобласты есть, но интенсивность их окраски невысока).

Для многих наших видов рода характерно опушение листовых пластинок одноклеточными волосками, длина которых варьирует от 0.07 до 1.2 мм (рис. 1, 3, 4).

В эпидерме *V. canina*, *V. persicifolia* и *V. mirabilis* обнаружены структуры, по-видимому представляющие гидатоды. Они состоят из округлой или овальной бурой центральной клетки, расположенной несколько ниже уровня соседних клеток, и окружающих ее кольцом, мелких, округло-прямоугольных, темно-бурых клеток (рис. 2, *1*).

Диагностическое значение выявленных признаков

Из всех признаков анатомического строения эпидермы фиалок наибольшее систематическое значение имеет наличие или отсутствие танинсодержащих секреторных клеток. Приблизительно в 80% случаев этот признак позволяет уверенно отличать представителей секц. *Trigonocarpea* от всех других фиалок нашей флоры (табл. 1) без всякой предобработки, приготовления анатомических препаратов и проведения качественной реакции на флороглюкотаноиды. Поэтому он с успехом может быть использован (Никитин, 1996) в морфологических ключах и таблицах для определения видов рода *Viola* L. Интересна также возможность различения морфологически сходных *V. palustris* и *V. epipsila* по признаку наличия идиобластов в мезофилле листа.

Находят применение в систематике и признаки строения волосков. Так, волоски видов секц. *Viola* крупные, 1—1.2 мм в дл., обычно довольно густые, делающие поверхность листа шершавой (рис. 3, *21—24*, *27—30*). В секциях *Trigonocarpea* и *Dischidium* волоски более редкие и более короткие — 0.3—0.6 мм дл. Однако их толщина не меньше, чем у видов секц. *Viola* (рис. 3, *2*, *4*, *8*, *10*, *14*, *18*), поэтому при рассмотрении пластинок соответствующих видов в косом свете редкие и толстые волоски поблескивают на поверхности листа как капельки росы. Опушение *V. rupestris* subsp. *rupestris* отлично от опушения других видов секц. *Trigonocarpea*.

Волоски этого подвида очень мелкие, около 0.07—0.09 (0.15) мм дл., тонкие и необычайно густые (рис. 3, *5, 6, 11, 12*). Из-за небольших размеров и густого расположения они не «искрятся» в косом свете. Матово-серое опушение листьев этого вида — признак традиционно используемый в ключах и определителях.

Форма и размеры эпидермальных клеток, а также наличие устьиц на обеих или только на нижней стороне листовой пластинки связаны с экологией местообитания и не имеют систематического значения. Растения, собранные на сухих сильно освещаемых местах, обладают гипостоматическими листовыми пластинками с мелкими эпидермальными клетками округло-многоугольной формы и с прямыми радиальными стенками. В более затененных и сырых местообитаниях листовые пластинки обычно амфистоматические, а эпидермальные клетки крупнее, обычно вытянутой и распластанной формы, с извилистыми и зигзагообразными антиклинальными стенками. Подобная изменчивость в структуре эпидермы наблюдается как между образцами разных видов, так и между образцами одного вида, произрастающими в различных биотопах (у *V. hirta*, *V. rupestris*), что сводит на нет диагностическую ценность этих признаков.

II. Строение черешка

В ходе исследования установлено, что черешки всех изученных видов крылатые, с 2 крыловидными выростами, смещенными к их адаксильной стороне. Форма черешка на поперечном срезе варьирует и может быть уплощенно-треугольной, полукругло- или треугольно-седловидной или округлой (табл. 2; рис. 5).

Обычно в черешке имеется 3 проводящих пучка: 1 крупный, центральный (медианный) и 2 более мелких латеральных, расположенных по одному в крыльях черешка (рис. 5, *1—12*). Однако у *V. biflora* и *V. caucasica* из секц. *Dischidium* латеральные проводящие пучки отсутствуют (рис. 5, *13—16*), а у некоторых видов подрода *Melanium* и немногих исследованных гибридов секц. *Trigonocarpea* (*V.* × *neglecta*, *V.* × *klingeana*) общее число латеральных проводящих пучков может меняться от 3 до 8 (табл. 2; рис. 5, *17—19*).

Очертания медианного проводящего пучка на поперечном срезе у изученных представителей подрода *Viola* сильно варьируют по длине черешка, в разных листьях одного образца и у разных растений одного вида. Они бывают узкоэллиптическими, овальными, U-образно или серповидно изогнутыми или кольцевидно замкнутыми. Все возможные варианты отмечены у *V. uliginosa*. У исследованных видов подрода *Melanium* центральный проводящий пучок на поперечном срезе всегда эллиптической формы (рис. 5, *17—19*).

Во многих случаях, особенно если центральный проводящий пучок имеет серповидную, U-образную или кольцевидную форму, над ксилемой располагается зона мелкоклеточной паренхимы, отделенная от крупноклеточной основной паренхимы одревесневшими или неодревесневшими механическими волокнами (рис. 5, *4, 6, 7, 10, 13—16*). У видов секций *Trigonocarpea* и *Mirabiles*, имеющих розеточные и стеблевые листья, одревеснение лучше выражено в черешках розеточных листьев (рис. 5, *4, 6*). Этого нельзя сказать о *V. biflora* и *V. caucasica* из секц. *Dischidium,* у которых одревеснение вообще не выражено.

У всех изученных видов выражена 1—3-слойная хлорофиллоносная гиподерма, сложенная паренхимными клетками, размеры которых меньше размеров клеток основной паренхимы, расположенных под ними.

В крыльях черешка, а иногда и под центральным проводящим пучком, редко под всей эпидермой, гиподерму могут прерывать тяжи уголковой колленхимы (рис. 5, *1—9*, *11*; табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Признаки анатомо-морфологического строения черешка в роде *Viola* L.

Таксоны	Форма черешка на поперечном срезе (мезопециоль)				Тяжи колленхимы				Одревеснение механических волокон	Число боковых проводящих пучков
	полукругло-седловидная	треугольно-седловидная	уплощенно-треугольная	округлая	под всей эпидермой	в крыльях и под центр. проводящим пучком	только в крыльях	отсутствуют		
Sect. *Trigonocarpea* Godr.										
Viola canina	+						+		—	2
V. × *klingeana*	+						+		—	8
V. montana	+						+		+	2—6
V. × *neglecta*	+					+	+		+	2—6
V. nemoralis	+						+		—	2
V. persicifolia	+		+				+		+	2—4
V. reichenbachiana	+					+	+		±	2
V. riviniana	+					+	+		±	2
V. rupestris subsp. *rupestris*	+				+	+	+		±	2
V. tanaitica	+						+		±	2
V. uliginosa		+					+		—	2
Sect. *Mirabiles* (Nym. ex Borb.) Vl.Nikit.										
V. mirabilis	+						+		±	2
Sect. *Viola*										
V. ambigua		+				+	+		+	2
V. collina		+					+		—	2
V. hirta		+					+		—	2
V. odorata		+				+			—	2
V. suavis		+				+			+	2
V. thomasiana		+			+				—	2
V. × *vindobonensis*		+				+			—	2

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксоны	Форма черешка на поперечном срезе (мезопециоль)				Тяжи колленхимы				Одревеснение механических волокон	Число боковых проводящих пучков
	полукругло-седловидная	треугольно-седловидная	уплощенно-треугольная	округлая	под всей эпидермой	в крыльях и под центр. проводящим пучком	только в крыльях	отсутствуют		
Supersect. *Plagiostigma* (Godr.) Vl.Nikit.										
V. epipsila	+							+	—	2
V. epipsiloides	+							+	—	2
V. somchetica	+						+		—	2
V. palustris	+							+	—	2
V. × *ruprechtiana*	+							+	—	2
V. selkirkii	+							+	—	2
Sect. *Dischidium* Ging.										
V. biflora				+			+	+	—	0
V. caucasica				+			+	+	—	0
Subgen. *Melanium* (Ging.) Peterm.										
V. arvensis		+	+					+	—	4—6
V. matutina		+						+	—	2—4
V. minuta subsp. *dagestanica*		+					+		—	2
V. occulta		+	+					+	—	4
V. oreades		+	+					+	—	2
V. tricolor		+						+	—	2—4

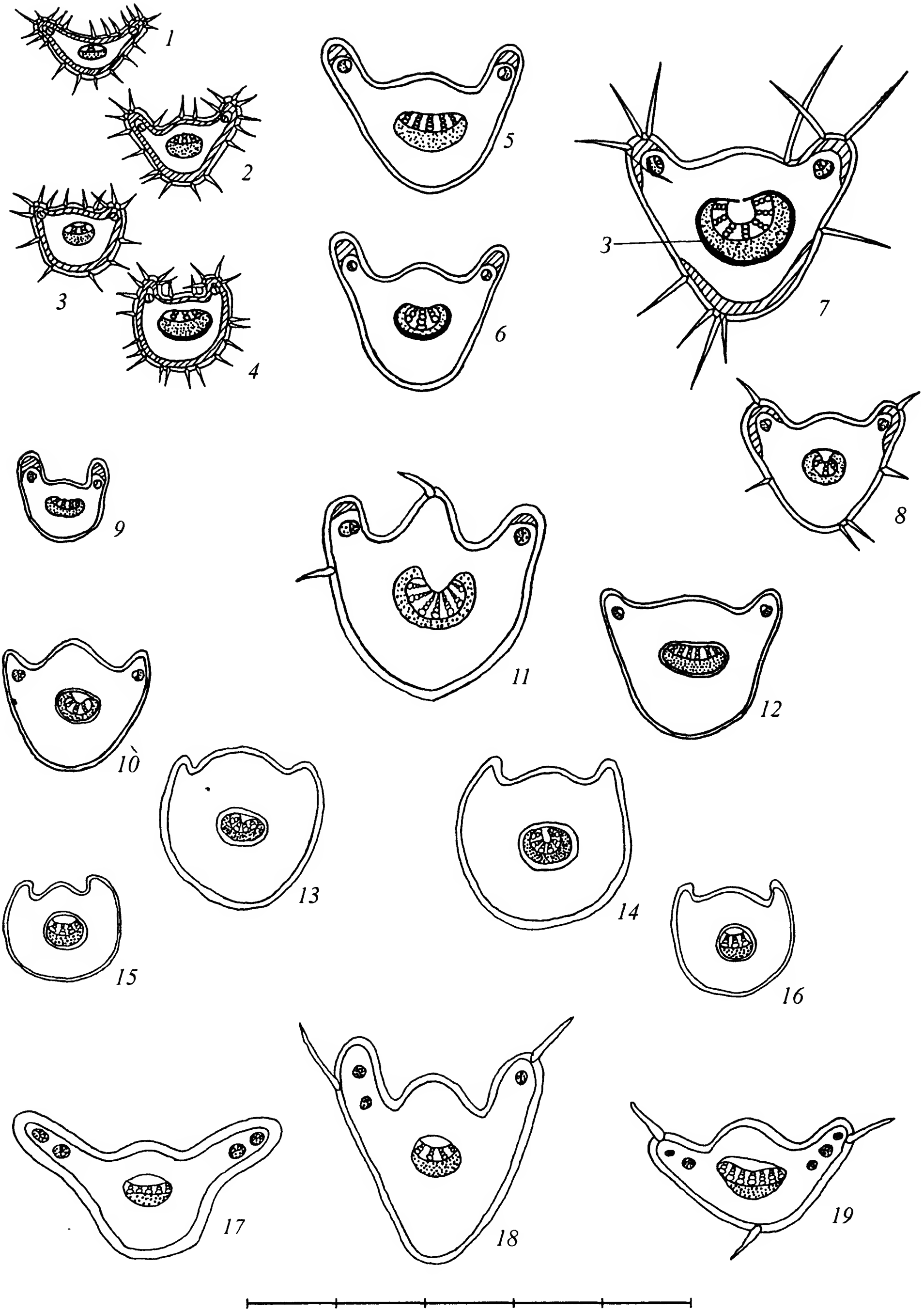


Рис. 5. Поперечный срез черешка *Viola*:

1—2 — *V. rupestris* subsp. *rupestris* (*ЧС*); *3*, *4* — он же (*ЧР*); *5* — *V. mirabilis* (*ЧС*); *6* — он же (*ЧР*); *7* — *V. ambigua*; *8* — *V. collina*; *9* — *V. canina* subsp. *canina*; *10* — *V. selkirkii*; *11* — *V. somchetica*; *12* — *V. epipsila*; *13* — *V. caucasica* (*ЧС*); *14* — он же (*ЧР*); *15* — *V. biflora* (*ЧС*); *16* — он же (*ЧР*); *17* — *V. occulta*; *18* — *V. matutina*; *19* — *V. arvensis*. Сокращения: *ЧС* и *ЧР* — черешки стеблевых и розеточных листьев. Обозначения: *3* — склеренхима. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: 1 мм.

Диагностическое значение выявленных признаков

Признаки анатомического строения черешка имеют определенное диагностическое и систематическое значение. Наиболее интересны цилиндрические черешки с одним проводящим пучком (рис. 5, *13—16*), характерные для видов секц. *Dischidium* и отличающие ее от всех других исследованных таксонов.

Форма центрального проводящего пучка может служить характерным признаком для диагностики подродов *Viola* и *Melanium*. Между собой эти таксоны различаются тем, что у первого вокруг центрального, а иногда и вокруг боковых пучков, имеется хорошо дифференцированное кольцо механических волокон, отсутствующее у представителей подрода *Melanium*.

Абаксиальная часть кольца механической ткани некоторых видов надсекц. *Viola* иногда одревесневает. Этот признак отличает *V. suavis* и *V. ambigua* от других видов секц. *Viola* и может помочь в диагностике ряда видов секц. *Trigonocarpea* (табл. 2).

Диагностическое значение имеет наличие или отсутствие, а также расположение колленхимы в черешках (табл. 2). Она обычно имеется у представителей секций *Viola* и *Trigonocarpea* и отсутствует у представителей надсекц. *Plagiostigma*, за исключением *V. macroceras*, и подрода *Melanium*, за исключением *V. minuta*.

С осторожностью следует подходить к использованию в диагностике фиалок такого признака, как форма черешка на поперечном срезе. При использовании этого признака следует учитывать место проведения среза, так как форма черешка изменяется по его длине. В проксимальной части черешки более округлые, их крылья короче, в дистальной части они уплощенные, а их крылья длиннее. Когда срезы проводятся строго в середине черешка (мезопециоль), его форма оказывается сравнимой и может помочь в диагностике ряда таксонов (табл. 2).

На нашем материале не удалось подтвердить возможность использования для диагностики фиалок признаков, которые применялись Т. А. Сауткиной и А. А. Горошко (1988). Число сосудов в ксилемном луче центрального проводящего пучка и длина крыловидного выроста черешка во многом зависят от условий произрастания растения (олиготрофных или эвтрофных, затененных или сильно освещенных, переувлажненных или засушливых), а также от положения листа в розетке (верхушечное, срединное или базальное).

Благодарности

Автор выражает благодарность И. А. Грудзинской за всесторонюю помощь и поддержку при выполнении этой работы и подготовке рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49700) и Международного научного фонда Дж. Сороса (International Scientific Foundation).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. геогр. геол. Л., 1954. № 4. Вып. 2. С. 65—75.

Клоков М. В. Род 4. *Melanium* Kupffer // Флора СССР / Под ред. Б. К. Шишкина, Е. Г. Боброва. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 452—479, 683—689.

Никитин В. В. Сем. 62. Семейство *Viola*ceae Batsch — Фиалковые // Флора Восточной Европы (Флора Европейской части СССР) / Под ред. Н.Н. Цвелёва. СПб., 1996. Т. 9. С. 180—206.

Сауткина Т. А., Горошко А. А. Анатомические особенности черешка фиалок как систематический признак // Вестн. Белорус. ун-та. 1988. Сер. 2. № 2. С. 25—28.

Юзепчук С. В. Сем. 57. Фиалковые — *Viola*ceae Juss. // Флора СССР / Под ред. Б. К. Шишкина, Е. Г. Боброва. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 350—452, 681—683.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. München, 1925. Bd 5. Teil 1. 674 S.

Joachimowitz M. Ein neues Reagens auf Phloroglucin, Cathehin und ihre Derivate, sowie uber die Verbreitung derselben im Pflanzenreiche // Biochem. Zeit. 1917. Bd 82. S. 324—358.

Kraemer H. Viola tricolor L. in morphologischer, anatomischer und biologischer Beziehung. Inagural-Dissertation zur Erlangung der Doctorwurde... Marburg, 1897. 67 S. + 5 Taf.

Kupffer K.-R. J. Beschreibung dreier neuer Bastarde von *Viola* nebst Beitragen zur Systematik der Veilchen // Öesterr. Bot. Zeitschr. 1903. Jahrg. 1903. N 4, 6, 8. S. 141—146, 231—239, 324—332.

Lindt O. Über den Nachweis von Phloroglucin // Zeit. Wiss. Mikroskop. Techn. 1885. Bd 2. S. 495.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dycotyledons. Oxford, 1950. Vol. 1. 724 p.

Meyer F. I. Bau und Outogenetic das Wasserleitungsystem der vegetation Organe von *Viola tricolor* var. *arvensis* // Thesis. Marburg, 1916. S. 38.

Reiche K. Viola chilensis. Ein Beitrag zur Systematik der Gattung *Viola* // Bot. Jahrb. 1893. Bd 16. S. 405—452.

Rössler W. Inhalt und systematische Bedeutung der Phloroglucingerbstoffrellen in den Laubblatern europaischer *Viola*-Arten // Öesterr. Bot. Zeitschr. 1943. Bd 92. H. 3. S. 97—123.

Skottsberg C. Observations on Hawaiian Violets // Acta Horti Gotoburg. 1940. T. 13. P. 451—528.

Solereder H. Systematic anatomy of the Dycotyledons. Oxford, 1908. 1182 p.

SUMMARY

Data of the original investigations on anatomy of leaf blades and petioles of East European and Caucasian Violets and Pansies are summarized in the paper. Present days knowledge on anatomy of the group are essentially amplified. Transversal sections of leaf blades and petioles and structure of epidermis of leaf blade of 210 samples (plants) are relevanted to 30 species and 4 interspecific hibrids are studied. Unknown morphological features are found. They are able to be used in the systematics of the group and in the diagnostics of the taxa of different ranks. More important of them are presence or absence of brown cells, containing tannin, in the epidermis of leaf blade, presence and location of collenhyme and sclerotic elements in the leaf blades and petioles, number of vascular bundles in the petioles.

УДК 582.628.581-1.45 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© И. А. Ильинская

МИКРОМОРФОЛОГИЯ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ *ENGELHARDIA* S. STR. (*JUGLANDACEAE*)

I. A. ILJINSKAJA. LEAF EPIDERMIS MICROMORPHOLOGY OF *ENGELHARDIA* S. STR. (*JUGLANDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12

Поступила 06.02.2002

Изучены признаки эпидермы 5 видов *Engelhardia.* Верхняя эпидерма с мелкими основными клетками короче 29 мкм, со сплошными, реже четковидными, антиклинальными стенками, прямолинейными или округло-прямолинейными в очертании. Основание пельтатных железистых волосков одноклеточное, за исключением *E. spicata*, у которого оно двухклеточное. Основные клетки нижней эпидермы в 1.5—2 раза мельче клеток верхней эпидермы со сплошными или четковидными антиклинальными стенками прямолинейными, округло-прямолинейными, реже слегка волнистыми в очертании. Устьица в среднем 17.8—27 мкм дл., актиноцитного типа. Пельтатные волоски с одноклеточным основанием, овальные или округлые, с диаметром 75.6—130.8 мкм. Выявленные особенности строения эпидермы подтверждают видовую самостоятельность *E. colebrookeana* и *E. subsimplicifolia*.

Ключевые слова: *Juglandaceae*, *Engelhardia*, эпидерма.

Сем. *Juglandaceae* представлено в ископаемом состоянии обильными остатками листьев, плодов и пыльцевых зерен. Обзор ископаемых остатков плодов и наиболее древних находок листьев, пыльцевых зерен осуществил S. R. Manchester (1987). Результаты критического пересмотра ископаемых остатков плодов, листьев и древесины на территории бывшего СССР опубликованы в 3-м томе издания «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств» (1994). Детальное изучение листьев современных *Juglandaceae* позволило мне установить макроморфологические диагностические признаки листьев сем. *Juglandaceae*, его родов и видов. Это дало возможность отделить ископаемые находки листьев *Juglandaceae* от ошибочно отнесенных к этому семейству находок листьев, принадлежащих семействам *Meliaceae*, *Hippocastanaceae*, *Salicaceae* и *Oleaceae*, и уточнить родовую и видовую принадлежность многих ископаемых находок *Juglandaceae* (Ископаемые..., 1994). Исследования выявили недостаточность макроморфологических признаков для диагностики ряда таксонов *Juglandaceae*, например для определения семейства и рода по цельнокрайным листочкам (подсем. *Engelhardioideae*) или отличии зубчатых листочков *Oreomunnea* Oerst. от *Alfaroa* Standl. и некоторых видов *Carya* Nutt. от *Juglans* L., *Cyclocarya* Iljinskaja от *Carya* и от *Pterocarya* Kunth.

Поскольку макроскопические признаки не позволяют в этих случаях расшифровать информацию, заключенную в ископаемых листьях *Juglandaceae*, я предприняла исследование микроморфологических особенностей эпидермы современных листьев всех родов *Juglandaceae*. При этом внимание было сосредоточено на признаках, которые можно использовать для диагностики ископаемого материала. Были исследованы все роды, за исключением *Annamocarya* Leroy (сем. *Juglandaceae* включает 9 современных родов (Ильинская, 1993), с учетом *Annamocarya* — 10 (Manos, Stone, 2001)). В настоящую публикацию вошли данные по роду *Engelhardia* Lesch. ex Blume s. str. Этот род входит в подсемество *Engelhardioideae* Iljinskaja, к которому кроме него относятся роды *Alfaropsis* Iljinskaja, *Oreomunnea* Oerst. и *Alfaroa* Standl., отличающиеся от *Engelhardia* целым комплексом макроскопических признаков плодов, листьев и микроморфологией эпидермы пыльцевых зерен (Ильинская, 1990). Род *Oreomunnea* до 1862 г. (Jaȟnichen et al., 1984) включался в состав рода *Engelhardia*, так же как и род *Alfaropsis*, до 1993 г. W. Manning (1978) насчитывает в роде *Engelhardia* 5 видов, включая в него и *E. roxburgiana* Wall., выделенный (Ильинская, 1993) в монотипный род *Alfaropsis*. Распространение *Engelhardia* ограничено Китаем к югу от хр. Циньлин, северной и восточной Индией, Индо-Китаем, Филиппинами, Индонезией и Новой Гвинеей (Manning, 1978), где вид приурочен к высотам 150—1500 м, реже поднимаясь до 2000 м (Новая Гвинея)—3000 м (о. Ява) (Bader, 1960).

Материал и методика

По гербарным образцам, хранящимся в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) в С.-Петербурге, были исследованы 5 видов рода *Engelhardia* Lesch. ex Blume s. str. (= 3 видам и 2 разновидностям по: Manning, 1978).

1. *E. colebrookeana* Lesch. ex Wall. (= *E. spicata* Lesch. ex Wall. var. *colebrookeana* Koord. et Valet.) — Юньнань, Ан. Федоров, И. Линчевский, 24 IV 1955, N 645/80 (LE).
2. *E. rigida* Blume — Sabah, Mt. Kinabalu, W. L. Chew and E. J. H. Corner, 1964, N 4439 (LE).
3. *E. serrata* Blume — Sabah, Mt. Kinabalu, W. L. Chew and E. J. H. Corner, 1964, N 4489 (LE).
4. *E. spicata* Lesch. ex Blume — Юньнань, китайско-советская совместная экспедиция, 1956 (LE).
5. *E. subsimplicifolia* Merr. (= *E. rigida* Blume var. *subsimplicifolia* (Merr.) Mann.) (LE).

Препараты эпидермы были изготовлены методом мацерации. В качестве мацерирующей жидкости использовалась смесь Шульце (несколько кристаллов бертолетовой соли $KClO_3$ + концентрированная азотная кислота HNO_3) или 5 либо 10 %-й раствор окиси хрома CrO_3. Полученные в результате мацерации кутикулярные мембраны после соответствующей обработки окрашивались раствором фуксина и заключались в глицерин с желатином.

Исследовалась верхняя и нижняя эпидерма (сверху и изнутри) на световом (СМ) и сканирующем (СЭМ) микроскопах. В дополнение к обычным увеличениям для всех видов даны фотографии на СЭМ верхней эпидермы (×50), поскольку на них хорошо прослеживаются клетки над жилками третьего и последнего порядков и густота последних, существенно различающиеся у разных видов и родов. Измерение клеток проводилось на одном фрагменте и с повторностью до 10 раз. При описании использована терминология, принятая в работах С. Ф. Захаревича (1954), А. Я. Штромберг (1956), Е. А. Мирославова (1974), М. А. Барановой (1968, 1985), C. R. Metcalfe, L. Chalk (1950, 1979) и D. Dilcher (1974).

Результаты и обсуждение

Верхняя эпидерма у исследованных видов *Engelhardia* характеризуется мелкими основными клетками, они немногим или значительно короче 29 мкм (следует отметить, что это число и размеры, приведенные дальше, имеют относительное значение из-за малой повторности измерений клеток). Клетки изодиаметричные, за исключением *E. subsimplicifolia* и *E. rigida*, у которых они слегка продолговатые, причем у последнего вида продолговатые только более крупные клетки, тогда как клетки меньше 20 мкм изодиаметричные. Проекция основных клеток преимущественно 5-угольная, реже 6- или 4-угольная (табл. I, *2*, *4*, *6*, *8*), иногда приближающаяся к 3-угольной (табл. I, *8*). Антиклинальные стенки основных клеток сплошные, за исключением *E. spicata*, у которой они четковидные (табл. I, *4*; III, *1*, *2*). Очертания антиклинальных стенок прямолинейные или округло-прямолинейные (табл. I, *2*, *4*, *6*, *8*). Клетки над жилками последнего порядка в 3—4 рядах (табл. I, *1*, *3*, *5*, *7*) у всех видов примерно в 2 раза у́же основных клеток (табл. I, *1*, *3*, *5*, *7*), у *E. spicata*, *E. serrata* и *E. subsimplicifolia* немного короче основных клеток, тогда как у *E. rigida* и *E. colebrookeana* длиннее основных клеток в 1.5 раза (табл. I, *5*). Толщина антиклинальных стенок клеток над жилками последнего порядка не отличается от таковой основных клеток, за исключением *E. spicata*, у которой антиклинальные стенки клеток над жилками последнего порядка заметно толще стенок основных клеток, совпадая в этом отношении с клетками над третичными жилками (табл. I, *3*; III, *1*).

Клетки над третичными жилками в 5—7 (табл. II, *1*, *2*; III, *1*) рядах несколько длиннее клеток над жилками последнего порядка, и только у *E. colebrookeana* они равны последним или некоторые даже короче их. Клетки над вторичными жилками в 20 рядах (табл. II, *1*, *2*) очень узкие у всех видов — у́же 10 мкм, короче основных клеток у *E. subsimplicifolia* и *E. colebrookeana* (табл. II, *1*, 2) и длиннее их у *E. rigida*.

Пельтатные железистые волоски (табл. II, *2*; III, *7*; IV, *1*, *2*, *6*, *7*) или их основания (табл. I, *1*, *3*; III, *1*, *2*) очень обильны у *E. subsimplicifolia*, *E. rigida* и *E. spicata* (табл. I, *1*, *3*; II, 2, табл. III, *1*) и очень редкие у *E. colebrookeana* и *E. serrata* (табл. I, *5*, *7*; II, *1*). Средний диаметр основания волосков колеблется от 16 до 21.6 мкм. Основание одноклеточное у всех видов, за исключением *E. spicata*, у которого оно двухклеточное (табл. I, *3*; III, *1*, *3*). Основание волоска окружено 6 или чаще 7—8 основными эпидермальными клетками (табл. I, *1*; II, *1*; III, *1*). Устьица на верхней эпидерме отсутствуют, что характерно для всего сем. *Juglandaceae*.

Нижняя эпидерма *Engelhardia* характеризуется еще меньшим размером основных клеток, которые в 1.5—2 раза мельче клеток верхней эпидермы, что наглядно видно при сравнении (табл. III, *1*, *3*). Средний размер клеток колеблется от 11 мкм у *E. spicata* до 18 мкм у *E. rigida*. По величине основных клеток остальные виды ближе к *E. spicata*. Они изодиаметричные или слегка продолговатые. Их проекция 4—6-угольная. Антиклинальные стенки сплошные у *E. serrata*, *E. subsimplicifolia* и *E. rigida* (табл. IV, *3*, *4*) и четковидные у *E. spicata* и *E. colebrookeana* (табл. III, *5*, *6*, *8*). Очертание антиклинальных стенок прямолинейное или округло-прямолинейное у *E. subsimplicifolia*, *E. rigida* и *E. serrata* (табл. IV, *1*, *3*, *4*) и округло-прямолинейное или слегка волнистое у *E. spicata* и *E. colebrookeana* (табл. III, *3*, *6*, *8*; IV, *5*). Виды значительно различаются по соотношению размеров основных клеток и клеток над жилками последнего порядка. У *E. spicata* и *E. rigida* последние длиннее основных клеток менее, чем в 2 раза, а у остальных видов они длиннее в 2—3.5 раза, а по ширине они равны основным клеткам у *E. colebrookeana*, несколько шире у *E. rigida* и немного у́же у *E. spicata*, *E. subsimplicifolia* и *E. serrata*. Клетки над третичными жилками у *E. serrata* не отличаются по размерам от клеток над жилками последнего порядка, а у *E. subsimplicifolia* они в 2 раза шире последних, тогда как у *E. spicata* и *E. colebrookeana* они в 1.5 раза длиннее, а у *E. rigida* — в 1.5 раза короче.

Устьица обычно крупнее основных клеток эпидермы, превосходя их по длине в 1.4—2.4 раза, и только у *E. serrata* мелкие устьица могут быть несколько меньше наиболее крупных основных эпидермальных клеток. Наиболее мелкие устьица у *E. subsimplicifolia* (17.8 мкм) и *E. serrata* (18.1 мкм), тогда как у остальных исследованных видов средняя длина устьиц 25.9—27 мкм. У всех видов единично встречаются в 1.5 раза более крупные устьица — гидатоды (табл. IV, *3*, *4*), их максимальная наблюдаемая длина 37.8 мкм. Устьица округло-овальные, с длиной, превышающей ширину в среднем на 5 мкм, но изредка встречаются и круглые изодиаметричные устьица. Наружный контур полюсов куполообразный без выемки (табл. III, *6*, *8*; IV, *3*, *4*; Manos, Stone, 2001 : Fig. 3). Антиклинальная стенка замыкающих клеток у *E. spicata* и *E. colebrookeana* заметно тоньше антиклинальных стенок основных эпидермальных клеток (табл. III, *4*—*6*, *8*), а у остальных видов равна им по толщине и только у крупных устьиц-гидатод более тонкая (табл. IV, *3*, *4*). На устьичных полюсах развита только вертикальная часть Т-образного утолщения. У *E. serrata* на полярном конце замыкающей клетки выделяется круглая более светлая зона (табл. IV, *3*). Устьичный аппарат актиноцитного типа. Я употребляю термин актиноцитный тип устьичного аппарата в объеме, установленном его авторами (Metcalfe, Chalk, 1950). Устьице окружено 4—8 (чаще 5) соседними клетками, стенки которых радиально расходятся от устьица, причем эти соседние клетки ни по форме, ни по размерам не отличаются от остальных основных эпидермальных клеток, только клетки вокруг гидатод заметно крупнее (табл. IV, *4*). Устьица очень частые, многие устьица примыкают друг к другу или разделены только одним рядом эпидермальных клеток, реже двумя у *E. subsimplicifolia*, *E. rigida* и *E. serrata* (табл. IV, *1*, *8*). У *E. spicata* (табл. III, *3*) устьица более редкие, разделенные 3, реже 2 рядами эпидермальных клеток; *E. colebrookeana* занимает промежуточное положение по частоте устьиц (табл. III, *8*).

Пельтатные волоски на нижней эпидерме у всех видов с одноклеточным основанием, в том числе и у *E. spicata* (табл. III, *3*, *4*). Пельтатные волоски овальные или округлые с диаметром 75.6—130.8 мкм. Они наиболее мелкие у *E. spicata* (91.8 × 75.6 мкм) и *E. colebrookeana* (93.4 × 87.1 мкм), средней величины у *E. subsimplicifolia* и *E. rigida* (113.4—116.6 × 97.2—105 мкм) и самые крупные у *E. serrata* (130.8 × 121.5 мкм). Диаметр волоска у одного вида колеблется в пределах 20 %. От основания волоска радиально расходятся узкие клетки, концы которых образуют ровный или слегка городчатый наружный контур волоска. У *E. spicata* число этих клеток меньше 20 (табл. IV, *6*), у *E. subsimplicifolia* — около 26 (табл. IV, *7*), а у *E. serrata* — около 40 (табл. IV, *2*). У *E. colebrookeana* кроме пельтатных имеются простые волоски, основание которых окружено кольцом из 8—11 мелких клеток с утолщенными стенками (табл. II, *3*).

Проведенное исследование вышеперечисленных признаков эпидермы листьев *Engelhardia* выявило видовую специфичность строения эпидермы исследованных видов, указывающую на самостоятельность видов *E. colebrookeana* и *E. subsimplicifolia*, которые переведены W. Manning (1978) в ранг разновидностей *E. spicata* и *E. rigida* соответственно. Виды указанных пар обнаруживают несомненно бо́льшую близость между собой, чем с остальными 3 исследованными видами. Так, из рассмотренных признаков общими и специфичными для *E. spicata* и *E. colebrookeana* являются только 7 и все они относятся к нижней эпидерме: маленький диаметр основных клеток (11.3—13.5 мкм), четковидность их антиклинальных стенок и округло-прямолинейное или слегка волнистое их очертание, большее превышение (в

1.5—2 раза) длины клеток над жилками третьего порядка над длиной клеток над жилками последнего порядка, относительно крупные устьица (26—27 мкм), тонкая эпидермальная стенка их замыкающих клеток и относительно редко расположенные устьица, разделенные 2—3 рядами основных эпидермальных клеток. По строению верхней эпидермы *E. spicata* существенно отличается от *E. colebrookeana*, поскольку имеет четковидные антиклинальные стенки основных клеток, тогда как у *E. colebrookeana* они сплошные. У *E. spicata* антиклинальные стенки клеток над жилками последнего и третьего порядков заметно толще стенок эпидермальных клеток и основание пельтатных волосков двухклеточное, тогда как до настоящего исследования для сем. *Juglandaceae* было известно только одноклеточное основание пельтатных волосков (Metcalfe, Chalk, 1950 : 1284). Из ближайших к *Juglandaceae* семейств двухклеточным основанием пельтатных волосков обладает сем. *Myricaceae* (Chourey, 1974). *E. spicata* отличается от *E. colebrookeana* еще и по ряду признаков, общих с другими исследованными видами: на верхней эпидерме клетки над жилками последнего порядка у нее немного короче основных клеток (у *E. colebrookeana* они несколько длиннее), пельтатные волоски очень частые (у *E. colebrookeana* очень редкие), а на нижней эпидерме клетки над жилками последнего порядка немного у́же основных клеток и превышают их по длине только в 1.5 раза (у *E. colebrookeana* они равны им по ширине и превышают по длине в 2.5 раза). Только у *E. colebrookeana* имеются простые волоски на нижней эпидерме. Также и виды 2-й пары — *E. rigida* и *E. subsimplicifolia* обнаруживают большое своеобразие строения эпидермы и малое число совпадающих признаков: наличие на верхней эпидерме продолговатых основных клеток, очень частые пельтатные волоски, а на нижней эпидерме очень частые устьица. Общими для этих видов и *E. serrata* признаками являются: на нижней эпидерме сплошные антиклинальные стенки основных клеток и их прямолинейное или округло-прямолинейное очертание, общее еще и с *E. colebrookeana* — сплошные антиклинальные стенки основных клеток верхней эпидермы. Виды хорошо различаются по характеристике клеток над жилками последнего и третьего порядка. У *E. subsimplicifolia* на нижней эпидерме клетки над жилками третьего порядка почти в 2 раза шире основных клеток (у *E. rigida* они в 1.5 раза у́же), клетки над жилками последнего порядка несколько у́же основных (у *E. rigida* несколько шире), основные клетки мелкие — 11.9 мкм (у *E. rigida* они крупнее — 18.4 мкм), устьица мелкие — 15.7—17.8 мкм (у *E. rigida* крупные — 15.9—20.5 мкм). Отличаются эти виды и по характеристике верхней эпидермы: у *E. subsimplicifolia* клетки над жилками последнего порядка немного короче и у́же основных, тогда как у *E. rigida* они почти в 2 раза длиннее и немного короче основных, а клетки над жилками третьего порядка у *E. subsimplicifolia* несколько длиннее и у́же основных, тогда как у *E. rigida* в 2 раза длиннее и немного у́же основных.

Благодарности

Автор благодарит Т. Ф. Абрамову за изготовление препаратов эпидермы, Л. А. Карцеву за помощь при работе на сканирующем микроскопе и Г. И. Петрову за помощь при фотографировании на световом микроскопе и изготовление всех фотографий.

Работа выполнена при поддержке гранта Международного научного фонда, Российского фонда фундаментальных исследований и правительства России N NUY3000.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. А. Стоматография и систематика (По поводу статьи К. А. Стейса «Кутикулярные исследования для целей систематики растений») // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 3. С. 383—391.

Баранова М. А. Классификация морфологических типов устьиц // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1585—1595.

Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. ЛГУ. 1954. № 5. С. 65—75.

Ильинская И. А. К систематике и филогении семейства *Juglandaceae* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 792—803.

Ильинская И. А. *Alfaropsis* — новый род семейства *Juglandaceae* // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 79—83.

Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. С.-Петербург, 1994. Т. 3. 118 с.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Штромберг А. Я. К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений // Сб. тр. Тбилисского н.-и. хим.-фармацевт. ин-та. 1956. Кн. 8. С. 51—67.

Bader F. J. Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in der Gebirgen des Tropengurtels // Nova Acta Leopold. 1960. N.F. Bd 23. N 148. S. 3—544.

Chourey M. S. A study of the *Myricaceae* from Eocene sediments of Southeastern North America // Palaeontographica, Abt. B. 1974. Bd 146. S. 88—153.

Dilcher D. L. Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 1. P. 1—157.

Jahnichen H., Friedrich W., Takac M. Engelhardioid leaves and fruits from the European Tertiary // Tert. Res. 1984. Vol. 6. N 3. P. 109—134.

Manchester S. R. The fossil history of the *Juglandaceae* // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1987. Vol. 21. P. 1—137.

Manning W. E. The classification within the *Juglandaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1978. Vol. 65. P. 1058—1087.

Manos P. S., Stone D. E. Evolution, phylogeny and systematics of the *Juglandaceae* // Ann. Mussouri Bot. Gard. 2001. Vol. 88. N 2. P. 231—269.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of Dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 1. P. 725—1500.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. 2ed. Oxford, 1979. 276 p.

SUMMARY

Leaf epidermal features of 5 species of *Engelhardia* s. str. have been studied. The ordinary cells of the upper epiderm are small (shorter than 29 mkμ) with predominantly pentagonal facets. Their anticlinal walls are usually entire (but beaded in *E. spicata*), with straight or slightly rounded outlines. The bases of peltate trichomes in *E. spicata* are found to be bicellular, whereas only unicellular ones were previously reported for the family *Juglandaceae*. The ordinary cells of the lower epiderm are 1.5—2 times shorter than those of the upper epiderm. Their facets are tetragonal to hexagonal, the anticlinal cells are entire or beaded, with straight, slightly rounded or somewhat undulate outlines. Stomata usually exceed the length of the ordinary cells in 1.4—2.4 times, but in *E. serrata* solitary stomata are shorter than the latter. The stomatal pattern is very dense. In all species the bases of peltate trichomes are unicellular. The number of cells radiating from peltate trichomes varies from less than 20 in some species to 40 in the others. Simple trichomes are found only in *E. colebrookeana*. Besides the ordinary cells, the epidermal cells covering the terminal, tertiary, and secondary veins have been studied. The species differ well in epidermal features. The totality of epidermal features of *E. colebrookeana* and *E. subsimplicifolia* confirms their specific independence.

УДК 581.47 + 582.893 (571.6) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© С. А. Волкова, П. Г. Горовой

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДОВ ВИДОВ *BUPLEURUM* (*UMBELLIFERAE*) РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. A. VOLKOVA, P. G. GOROVOY. FRUIT MORPHOLOGY IN THE GENUS *BUPLEURUM* (*UMBELLIFERAE*) OF THE RUSSIAN FAR EAST

Тихоокеанский институт биоорганической химии Дальневосточного отделения РАН
Владивосток
E-mail: piboc@stl.ru

Поступила 15.03.2000
Окончательный вариант получен 27.07.2001

Исследованы плоды 9 видов рода *Bupleurum* L. российского Дальнего Востока. Приведена их морфологическая характеристика. Показано, что плоды различаются по форме, по строению ребер и подстолбий.

Ключевые слова: *Bupleurum*, *Umbelliferae*, плоды, морфология.

Классификация зонтичных базируется на признаках соцветий, цветков и плодов. Эти признаки, в особенности плоды, имеют надежное диагностическое значение (Козо-Полянский, 1915). В настоящее время исследователи ориентируются на использование максимально доступного разнообразия признаков, относящихся к строению всех частей растений, но для зонтичных, особенно для рода *Bupleurum* L., наибольшее значение имеет строение плода.

Во «Флоре СССР» (Линчевский, 1950) для Дальнего Востока приведено 7 видов *Bupleurum* L.: *Bupleurum rotundifolium* L. (заносный), *B. longiradiatum* Turcz., *B. sachalinense* Fr. Schmidt, *B. triradiatum* Adams ex Hoffm., *B. komarovianum* Lincz., *B. scorzonerifolium* Willd. и *B. multinerve* DC., который указывался как дальневосточный для Зее-Буреинского флористического района со ссылкой на работу В. Л. Комарова, Е. Н. Клобуковой-Алисовой (1932). Этот вид был указан для высокогорий хребта Сихотэ-Алинь (Куренцова, Васильев, 1960), но оказался новым для территории бывшего СССР видом *B. euphorbioides* Nakai; не подтвердились также сведения о произрастании *B. multinerve* в Амурской обл. (Горовой, 1966).

Позже список дальневосточных володушек пополнился *B. sibiricum* Vest, который восточной частью ареала достигает запада Амурской обл. и был собран в окр. пос. Лапри Тындинского р-на (Ворошилов и др., 1966) и около пос. Игнашино Сковородинского р-на (Горовой и др., 1983).

В. Н. Ворошилов (1966) считал, что на Курильских о-вах (о-в Кунашир) растет японский вид *B. nipponicum* K.-Pol., но позже он рассматривал курильские популяции как *B. longiradiatum* subsp. *shikotanense* (Hiroe) Worosch. (*B. shikotanense* Hiroe) (Ворошилов, 1982). Изучение живых растений, произрастающих на островах Сахалин, Кунашир, Шикотан, а также гербарных образцов *B. shikotanense* из «locus classicus» позволило установить, что на южных Курильских о-вах растет *B. sachalinense*, который определялся как *B. nipponicum* или *B. shikotanense* (Gorovoy, Volkova, 1987).

На Чукотском п-ове был найден новый для территории СССР вид *B. americanum* Coult. et Rose (Горовой, Уланова, 1969), а на юге Магаданской обл. (окр. пос. Атарган) описан новый вид *B. atargense* Gorovoi (Gorovoy, 1990). Таким образом, на российском Дальнем Востоке род *Bupleurum* представлен одним заносным (*B. rotundifolium*) и 9 аборигенными видами (*B. longiradiatum*, *B. sachalinense*, *B. triradiatum*, *B. euphorbioides*, *B. americanum*, *B. atargense*, *B. komarovianum*, *B. scorzonerifolium*, *B. sibiricum*).

Сведения о строении плодов дальневосточных володушек имеются во флористических сводках (Линчевский, 1950; Сосудистые..., 1987) и в работах о дальневосточных зонтичных (Горовой, 1966; Gorovoy, Volkova, 1987), но в описаниях морфологии плодов и на рисунках ряд признаков не отмечен. Нами изучены морфологические признаки плодов дальневосточных *Bupleurum* с целью выяснения возможности идентифицировать виды по плодам (что может быть использовано при выращивании володушек в ботанических садах и на плантациях лекарственных растений). Сведения о деталях морфологического строения плодов имеют значение для уточнения таксономии *Bupleurum*, особенно о принадлежности некоторых видов к подсекциям.

Материал и методика

Материал для исследований собран во время экспедиций (1959—1999 гг.) на Дальнем Востоке в Приморском и Хабаровском краях, Амурской, Сахалинской, Магаданской и Камчатской областях. Изучение морфологии плодов (мерикарпиев) проводили с помощью бинокуляра МБС-1 при увеличении 2 × 12.5. Сухие плоды размачивали в смеси глицерин—спирт—вода (1 : 1 : 1). Описания проиллюстрированы рисунками мерикарпиев со спинной и брюшной (комиссуральной) сторон. Для описания строения мерикарпиев использовали терминологию, принятую в работах по зонтичным рядом авторов (Козо-Полянский, 1915; Линчевский, 1950; Горовой, 1966;

Тихомиров, 1973; Клюйков и др., 1976 а, б; Сосудистые..., 1987; Клюйков, 1988; Тихомиров, Константинова, 1995, 1997).

Ниже приведены места сборов исследованных плодов 9 видов рода *Bupleurum*.

B. longiradiatum (Приморский край, Уссурийский р-н, долина р. Чепигоу, 1976, П. Горовой).

B. sachalinense (о-в Кунашир, пос. Головнино, 1968, Н. Павлова; о-в Шикотан, бухта Горобец, 1968, Н. Павлова).

B. triradiatum (Магаданская обл.; долина р. Крата, 1967, П. Горовой; Сахалинская обл., Макаровский р-н, пос. Заозерное, вершина горы Каракульчан, 1984, С. Волкова, Н. Бродская; окр. аэропорта г. Магадан, на вершине сопки, 1987, С. Волкова, Т. Мамаева; Камчатская обл., Елизовский р-н, 25 км северо-западнее г. Елизово, с. Хутор, гора Маяк, у вершины, 1991, П. Горовой).

B. euphorbioides (Приморский край, Чугуевский р-н: гора Облачная, 1961, П. Горовой; гора Снежная, щебнистые участки близ вершины, 1988, С. Волкова, Т. Мамаева).

B. americanum (Магаданская обл., Восточная Чукотка, долина р. Амгуэма, 1967, Б. Юрцев; Хабаровский край, голец Урахая, 1968, Ю. Манько).

B. atargense (Магаданская обл., Ольский р-н, окр. пос. Атарган, 40—50 км от Магадана, 1986, П. Горовой, В. Баранов).

B. komarovianum (Приморский край, Шкотовский р-н, окр. пос. Шкотово, 1993, П. Горовой).

B. scorzonerifolium (Приморский край: Надеждинский р-н, в 6 км западнее пос. Раздольное, 1976, П. Горовой; Октябрьский р-н, пос. Чернятино, склон левого берега р. Раздольная, 1976, П. Горовой; Октябрьский р-н, окр. с. Покровка, гора «Сенькина шапка», 1993, П. Горовой, С. Волкова).

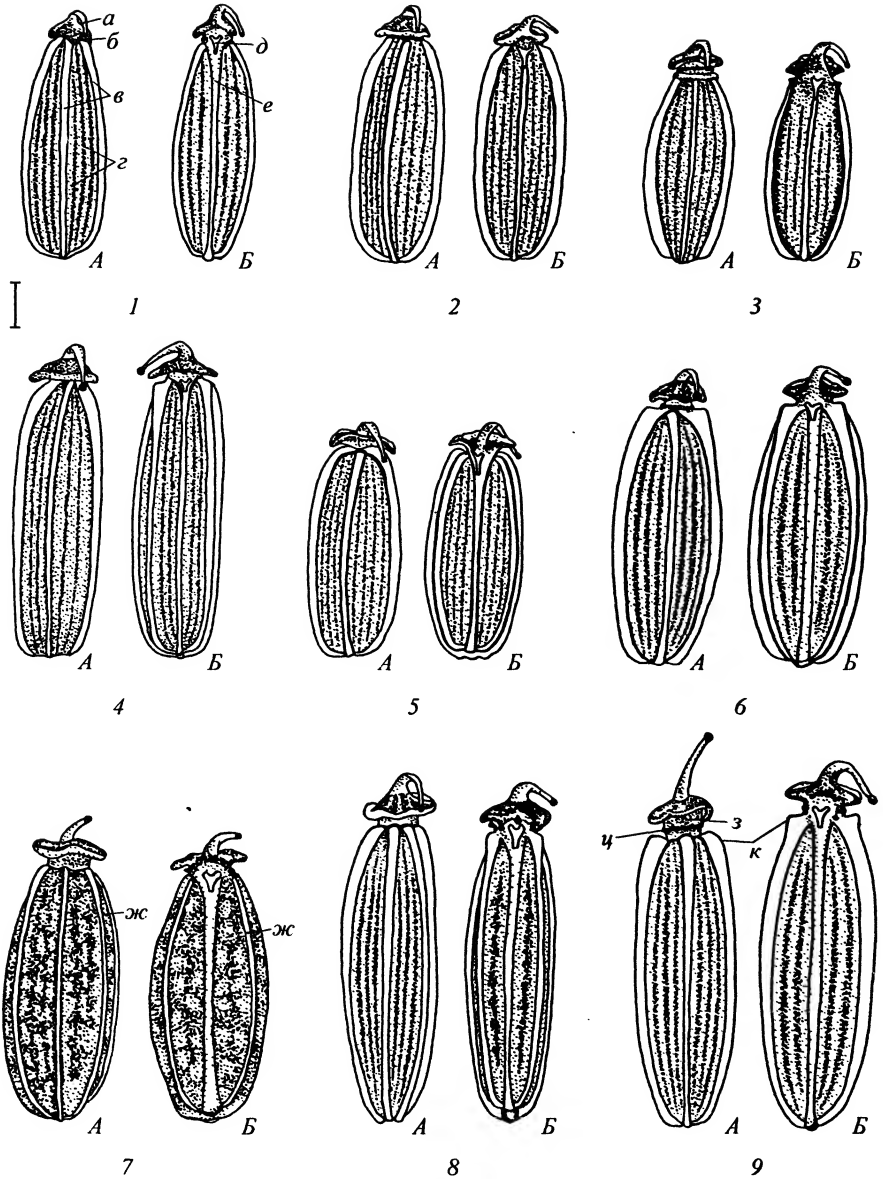
B. sibiricum (Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. пос. Игнашино, на склонах в смешанном лесу, 1985, С. Волкова, Н. Бродская).

Результаты и обсуждение

Плод видов рода *Bupleurum* — типичный вислоплодник, при созревании распадается по спайке (комиссуре) на 2 мерикарпия, висящих на карпофоре.

B. longiradiatum (см. рисунок, *1*). Плоды продолговато-эллиптические, 3.2—4.0 мм дл., 2.0—2.5 мм шир. Мерикарпии с 3 килевидными слабовыдающимися спинными ребрами и едва заметными краевыми. Спинные ребра в верхней части мерикарпия округлые. Краевые ребра, закругляясь, плавно переходят в подстолбие. В ложбинках имеются возвышения (по 3) над масляными канальцами (в виде «ребрышек») по всей длине мерикарпия. На комиссуре такие же возвышения (по 2—3). Колонковая борозда неширокая, к основанию и к подстолбию расширяется. Колонка двураздельная от основания, прикрепляется к мерикарпию выше верхней части краевых ребер. Подстолбие на низкой «ножке», уплощенно-коническое, край основания в виде округлых зубцов нависает над ребрами. Стилодий отогнут к спинной стороне мерикарпия, длиннее подстолбия, у основания расширенный.

B. sachalinense (см. рисунок, *2*). Плоды эллиптические, удлиненно-эллиптические, 3.2—4.0 мм дл., 2.0—2.5 мм шир. Мерикарпии с 5 слабо выдающимися ребрами. Спинные ребра в верхней части мерикарпия плавно переходят в подстолбие. Краевые ребра в верхней части мерикарпия килевидные. Ложбинки между краевыми и спинными ребрами шире, чем между спинными. В ложбинках имеются возвышения (по 2—4) над масляными канальцами (в виде «ребрышек»), которые проходят по всей длине мерикарпия. На комиссуре возвышения (по 2—3) (в виде «ребрышек») не всегда четко выражены. Колонковая борозда неширокая. Колонка двураздельная от основания, прикрепляется к мерикарпию на уровне верхней части краевых ребер. Подстолбие на низкой «ножке», конусовидное, по расширенному краю основания слегка волнистое. Стилодий отогнут к спинной стороне мерикарпия, длиннее подстолбия, у основания расширенный.



Мерикарпии видов рода *Bupleurum*.

1 — *B. longiradiatum*, *2* — *B. sachalinense*, *3* — *B. triradiatum*, *4* — *B. euphorbioides*, *5* — *B. americanum*, *6* — *B. atargense*, *7* — *B. komarovianum*, *8* — *B. scorzonerifolium*, *9* — *B. sibiricum*. *А* — спинная сторона, *Б* — комиссуральная (брюшная) сторона. *а* — стилодий, *б* — подстолбие, *в* — спинные ребра, *г* — масляные канальцы, *д* — колонка, *е* — колонковая борозда, *ж* — краевые ребра, *з* — «ножка» подстолбия, *и* — утолщение на «ножке» (в виде валика), *к* — верхняя часть ребер. Масштабная линейка: *1*—*9* — 1 мм.

B. triradiatum (см. рисунок, *3*). Плоды овальные, 2.0—3.5 мм дл., 0.8—1.5 мм шир. Спинная сторона мерикарпия несколько выпуклая, комиссуральная несколько вогнутая. Мерикарпии с 5 почти одинаковыми острыми ребрами. У подстолбия спинные ребра закругляются и переходят в валик «ножки» подстолбия. Краевые ребра в верхней части мерикарпия килевидные. В ложбинках четко выявляются возвышения (по 3) над масляными канальцами (в виде «ребрышек»). На комиссуре возвышения (по 2—3) (в виде «ребрышек») проходят по всей длине, некоторые возвышения («ребрышки») прерывистые. Колонковая борозда узкая. Колонка двураздельная от основания, прикрепляется к мерикарпию несколько выше верхней части краевых ребер. Подстолбие сплющенное, в основании расширенное, чашеобразное, край основания слегка волнистый, загнут вниз. Подстолбие на низкой «ножке», на ней имеется утолщение в виде валика. Стилодий, отогнутый к спинной стороне мерикарпия, немного длиннее подстолбия, у основания расширенный.

B. euphorbioides (см. рисунок, *4*). Плоды эллиптические, продолговато-эллиптические, 2.5—4.4 мм дл., 0.8—1.2 мм шир. Спинная сторона мерикарпия выпуклая. Мерикарпии с 5 одинаковыми, слегка выступающими, острыми килевидными ребрами. Ребра к подстолбию расширяются. Спинные ребра в верхней части мерикарпия округлые. Краевые ребра в верхней части мерикарпия килевидные. В ложбинках выявляются возвышения (по 3) над масляными канальцами (в виде «ребрышек»). На комиссуре такие же возвышения (по 2—3). Ребра светлее ложбинок и комиссуры. Комиссура к подстолбию сужается. Колонковая борозда неширокая, у основания несколько расширена. Колонка двураздельная от основания, прикрепляется к мерикарпию на уровне верхней части краевых ребер. Подстолбие на низкой «ножке», широко-коническое; широкий край основания слегка волнистый, загнут вниз. Стилодий отогнут к спинной стороне мерикарпия, равен или несколько длиннее подстолбия, у основания слегка расширен.

B. americanum (см. рисунок, *5*). Плоды овальные, 2.4—3.6 мм дл., 0.6—1.0 мм шир. Спинная сторона мерикарпия выпуклая, комиссуральная несколько вогнутая. Мерикарпии с 5 острыми килевидными ребрами. Ребра к подстолбию несколько расширяются. Спинные и краевые ребра в верхней части мерикарпия округлые. В ложбинках выявляются возвышения над масляными канальцами (по 3—4) (в виде «ребрышек»). На комиссуре такие же возвышения (по 3—4). Колонковая борозда довольно широкая, у основания несколько расширена. У мерикарпия расширение колонковой борозды переходит в подстолбие. Колонка двураздельная от основания, прикреплена к мерикарпию на уровне верхней части краевых ребер. Подстолбие чашевидное, широкое. Стилодий отогнут к спинной стороне мерикарпия, длиннее подстолбия в 1.5—2 раза, у основания расширенный.

B. atargense (см. рисунок, *6*). Плоды овальные, удлиненно-овальные, 2.2—3.8 мм дл., 0.8—1.4 мм шир. Спинная сторона мерикарпия выпуклая, комиссуральная слегка вогнутая. Мерикарпии с 5 острыми ребрами. Ребра к подстолбию расширяются, в верхней части мерикарпия килевидные. У спинных ребер верхняя часть шире, чем у краевых. В ложбинках четко выявляются возвышения (по 3) над масляными канальцами (в виде «ребрышек»). На комиссуре такие же возвышения (по 2). Колонковая борозда довольно широкая, в верхней части немного расширена. Колонка двураздельная от основания, прикрепляется к мерикарпию выше верхней части краевых ребер. Подстолбие плоское, край основания волнистый, слегка загнут вниз. Подстолбие на невысокой «ножке», на ней имеется утолщение в виде валика. Стилодий отогнут к спинной стороне мерикарпия, длиннее подстолбия, у основания немного расширен.

B. komarovianum (см. рисунок, *7*). Плоды округлые, широкоэллиптические, 2.3—3.0 мм дл., 0.8—1.8 мм шир. Спинная сторона мерикарпия выпуклая. Мерикарпии с 5 едва выдающимися ребрами. К подстолбию спинные ребра слегка расширяются, в верхней части мерикарпия округлые. Краевые ребра почти незаметны, одинаковые по ширине, в верхней части мерикарпия килевидные. В ложбинках имеются возвышения, которые выявляются неравномерно (в виде извилин или бугристости). Комиссура несколько бугристая. Колонковая борозда широкая, у основания расширена, несколько расширена и у подстолбия. Колонка двураздельная от основания, прикрепляется к мерикарпию выше верхней части краевых ребер. Подстолбие плоско-коническое, край основания расширенный, слегка волнистый, загнут вниз. Подстолбие на «ножке». Стилодии расходящиеся, короче подстолбий, у основания расширены.

B. scorzonerifolium (см. рисунок, *8*). Плоды яйцевидные, продолговато-яйцевидные, белесоватые из-за небольших волосков (опушение), 2.8—3.4 мм дл., 0.8—

1.4 мм шир. Спинная сторона мерикарпия выпуклая, комиссуральная несколько вогнутая. Мерикарпии с 5 почти одинаковыми слегка выдающимися килевидными ребрами. Спинные ребра в верхней части мерикарпия округлые. У краевых ребер верхняя часть слегка утолщенная (расширяющаяся). В ложбинках выявляются возвышения (по 2—4) над масляными канальцами (в виде «ребрышек»). На комиссуре возвышения (над масляными канальцами) выявлены в виде неровных линий. Колонковая борозда довольно широкая, у основания и у подстолбия несколько расширена. Колонка двураздельная от основания, прикрепляется к мерикарпию выше верхней части краевых ребер. Подстолбие плоско-коническое, поверхность волнообразная, край основания загнут вниз. Подстолбие на невысокой «ножке», которая у основания имеет утолщение. Стилодий отогнут к спинной стороне мерикарпия, немного длиннее подстолбия, у основания несколько расширен.

B. sibiricum (см. рисунок, *9*). Плоды эллиптические, яйцевидно-эллиптические, 2.5—4.4 мм дл., 0.6—1.0 мм шир. Спинная сторона мерикарпия выпуклая, комиссуральная бывает несколько вогнутая или слегка выпуклая. Мерикарпии с 5 почти одинаковыми острыми ребрами. Ребра к подстолбию расширяются, в верхней части мерикарпия острокилевидные. В ложбинках имеются возвышения (по 3) над масляными канальцами (в виде «ребрышек»). На комиссуре также имеются возвышения (по 2—3). Возвышения проходят по всей длине мерикарпия. Колонковая борозда неширокая, у основания несколько расширена. Колонка двураздельная от основания, прикрепляется к мерикарпию выше верхней части краевых ребер. Подстолбие плоское, край основания слегка волнистый, загнут вниз. Подстолбие на высокой «ножке», на ней имеется утолщение в виде валика. Стилодии, расходящиеся или отогнутые к спинной стороне мерикарпия, равны подстолбию или длиннее подстолбия в 1.5—2 раза. Стилодии у основания расширены и переходят в края подстолбий.

Сравнение карпологических признаков всех изученных нами видов *Bupleurum* показало, что плоды имеют сходное строение, но довольно четко различаются по ряду признаков: форме плодов, расположению стилодия (отогнутые к спинной стороне мерикарпия или расходящиеся), строению ребер и подстолбий (форма подстолбий, наличие или отсутствие «ножки»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 477 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Павлова Н. С. К флоре бассейна реки Амур // Бюл. Гл. бот. сада. 1966. Вып. 62. С. 92—95.

Горовой П. Г. Зонтичные Приморья и Приамурья. М., 1966. 293 с.

Горовой П. Г., Уланова К. П. Систематика и хемотаксономия дальневосточных видов рода *Bupleurum* L. // Комаровские чтения. Владивосток, 1969. Вып. 17. С. 143—154.

Горовой П. Г., Бойко Э. В., Старченко В. М. Распространение представителей семейства *Umbelliferae* на западе Амурской области // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 641—643.

Клюйков Е. В. Обзор рода *Bunium* L. Ревизия системы рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 1. С. 76—88.

Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Ревизия рода *Aulacospermum* Ledeb. (*Umbelliferae—Apioideae*). 1. Границы и система рода // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1976а. Т. 81. Вып. 4. С. 75—89.

Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. *Elaeosticta* Fenzl — род семейства *Umbelliferae*, самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976б. Т. 81. Вып. 6. С. 83—94.

Козо-Полянский Б. М. Исчисление русских видов рода *Bupleurum* L. // Тр. Императорск. бот. сада. Петроград, 1915. Т. 30. Вып. 2. С. 135—333.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. Л., 1932. Т. 2. С. 800.

Куренцова Г. Э., Васильев Н. Г. Новые виды растений для высокогорной флоры Сихотэ-Алиня // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 5. С. 717—719.

Линчевский И. А. Володушка — *Bupleurum* // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 275—349.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. 445 с.

Тихомиров В. Н. *Paraligusticum* V. Tichom. gen. nov. — новый род из семейства *Umbelliferae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 1. С. 100—108.

Тихомиров В. Н., Константинова А. И. О филогенетическом значении признаков строения плода *Umbelliferae — Hydrocotyloideae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 6. С. 61—73.

Тихомиров В. Н., Константинова А. И. Материалы к карпологии *Bowlesiinae* (*Umbelliferae — Hydrocotyloideae*): плоды *Drusa glandulosa* (Poir.) Bornm. и некоторых видов рода *Homalocarpus* Hook. et Arn. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 1. С. 45—52.

Gorovoy P. G. New species of the genus *Bupleurum* L. from Northeast Asia // Feddes Repert. 1990. Bd 101. H. 9—10. S. 429—433.

Gorovoy P. G., Volkova S. A. A morphological, geographical and kariological study of East Asian *Bupleurum longiradiatum* Turcz. and *B. sachalinense* Fr. Schmidt // Feddes Repert. 1987. Bd 98. H. 7—8. S. 383—389.

SUMMARY

The fruit (mericarp) morphology of 9 species of *Bupleurum* occurring in the Russian Far East was studied. It has been shown that the fruits of these species differ in the shape of the mericarps, structure of the ribs and the stylopodia.

УДК 581.526.33 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© В. А. Смагин

О РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПАДНО-СИБИРСКОГО ААПА-БОЛОТА

V. A. SMAGIN. ON VEGETATION OF WEST SIBERIAN AAPA-MIRE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 13.04.2001
Окончательный вариант получен 30.08.2001

Изучены растительность и микроландшафтная структура аапа-болота в Сургутском Полесье (Западная Сибирь).

Ключевые слова: аапа-болото, Западная Сибирь.

В настоящее время типология гетеротрофных грядово-мочажинных болот разработана очень слабо. Единственным широко принятым названием таких болот является «аапа-болото». Общепринятой точки зрения на объем этого термина не существует. Разные исследователи придерживаются разного мнения, от узко регионального понимания, до придачи этому термину универсального значения, включающего все болота с гетеротрофным грядово-мочажинным комплексом (ГМК). При отсутствии разработанной типологии таких болот, выполненной на материале широкого географического диапазона, автор придерживается широкого применения термина аапа-болото. Описанное ниже болото является частным примером такого типа болотного массива, возможно типичным для региона. Цель данной работы — привлечь внимание исследователей к разработке региональной типологии болот, которая позволит усовершенствовать и общую типологию.

В июле 2000 г. в Сургутском Полесье были изучены растительность и микроландшафтная структура болотного массива, расположенного на плоском склоне от увалов к долине р. Тром-Еган, по дороге, идущей на север от пос. Нижне-Сортымский в сторону Сибирских Увалов, примерно в километре к северу от моста через реку.

Болото вытянуто с запада на восток на несколько километров и имеет ширину немногим больше 1 км, располагается на территории, имеющей слабый уклон в сторону реки. С севера и востока болото граничит с лишайниковым сосновым лесом. Восточная часть болота представляет собой начинающийся почти сразу от берега олиготрофный грядово-мочажинный комплекс. На грядах располагается растительность асс. Empetro-Sphagnetum fusci, а в мочажинах — асс. Caricetum limosae (фац. Scheuchzeria palustris). Протяженность ГМК 150—400 м. Затем он сменяется осоково-сфагновой топью, занимающей центральную часть болота. При этом невооруженным взглядом видно, что поверхность болота имеет вогнутую поверхность. Растительность топи очень однообразна. Ее сообщества относятся к асс. Caricetum rostratae. Они маловидовые, в их составе заметны лишь *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum flexuosum*. С северной стороны от берега начинается гетеротрофный ГМК, на грядах неизменная для большинства болот региона растительность асс. Empetro-Sphagnetum fusci, мочажины покрыты сообществами асс. Menyantho-Caricetum limosae, но со сплошным сфагновым ярусом. Он, как и в мочажинах олиготрофного комплекса, образован *Sphagnum jensenii*. По мере приближения к середине болота мочажины увеличиваются в размерах (до 70 м шир.) и становятся сильно обводненными, фактически озерками. Растительность представляет собой разреженный травостой из *Carex limosa* и *Menyanthes trifoliata*, моховой ярус отсутствует, имеются лишь небольшие и редкие пятна *Warnstorfia fluitans*, т. е. здесь представлены сообщества выше названной ассоциации, но относящиеся к ее типичной субассоциации. Гряды здесь тоже шире, чем у берега (до 30 м), очень высокие (до метра), покрыты той же кустарничково-сфагново-лишайниковой растительностью, с редкой и невысокой *Pinus sylvestris* и *P. sibirica* (асс. Empetro-Sphagnetum fusci, западно-сибирский вариант). К середине болота комплекс сменяется вышеупомянутой осоково-вахтово-сфагновой (асс. Caricetum rostratae) топью, в отличие от мочажин вполне проходимой. Ширина ее здесь 250—300 м, далее на запад она становится значительно шире. Затем на ее фоне появляются узкие и невысокие (0.3 м) гряды с мезотрофной растительностью. Сначала на их долю приходится 10 % площади комплекса. Их растительность очень близка к той, что относится к асс. Menyantho-Sphagnetum magellanici. Доминирующими видами, создающими внешний аспект сообщества, являются *Chamaedaphne calyculata*, *Betula nana*, *Menyanthes trifoliata*. Существенным отличием от растительности названной ассоциации является состав мохового яруса. Здесь доминирует *Sphagnum centrale*, содоминантами являются *S. russowii* и *Pleurozium schreberi*. Буквально через 50 м соотношение элементов комплекса резко меняется. Гряды составляют уже 60 % комплекса. Состав растительности гряд меняется мало, перечисленные виды остаются наиболее заметными. Но все же изменения есть. К числу обильных видов добавляется *Rubus chamaemorus*. В моховом ярусе как на грядах, так и в мочажинах в небольшом количестве появляется *Sphagnum riparium*. И главное, на грядах появляется разреженный (сомкнутость крон 0.1) и невысокий (4 м) древесный ярус, образованный при равном участии *Pinus sibirica* и *P. sylvestris*. Оба элемента комплекса отличаются небольшой шириной. Сближенность гряд придает этой части болота вид облесенного. Растительность мочажин полностью аналогична таковой в центральной топи. Далее к югу соотношение гряд и мочажин опять меняется. Гряды, невысокие и узкие, составляют 30 % комплекса. На них имеется высокий (до 6—7 м) и сомкнутый (0.3) древесный ярус из кедра и сосны, заметен кустарник *Duschekia fruticosa*, обильны *Ledum palustre* (30 %) и *Menyanthes trifoliata* (45 %). В моховом ярусе безраздельно доминирует *Sphagnum girgensohnii*. Сообщества гряд довольно многовидовые, насчитывают до 20 видов. Здесь представлены виды разной экологии: *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Betula nana*, *Oxycoccus palustris*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*. Мочажины по-прежнему заняты сообществами Caricetum rostratae. Но их состав здесь несколько меняется. Как ни странно, но из их состава выпадает столь обильная на грядах *Menyanthes trifoliata*. Зато в достаточном количестве представлены ранее не отмеченные *Equisetum fluviatile*, *Carex chordorrhiza*, *Naumburgia thyrsiflora*. Наряду с *Carex rostrata* в роли доминанта отмечен *Comarum palustre*. Моховой ярус неизменно образует *Sphagnum flexuosum*. Южная окрайка болота шириной 70 м, облесена. Высокий (15—18 м) древесный ярус образован *Pinus sibirica*. Во втором пологе (7—8 м) преобладает *Betula pubescens*, в меньшем количестве представлены *Pinus sibirica* и *Picea obovata*. Для нее характерен мелкокочкарный микрорельеф. Кочки выглядят как фрагменты только что описанных гряд. Но их здесь мало, преобладают ковры — межкочья. В травяно-кустарничковом ярусе наиболее заметны

Menyanthes trifoliata, *Comarum palustre*. Моховой ярус в равной мере образуют *Sphagnum flexuosum*, *S. girgensohnii*, *S. riparium*, отмечен и *S. squarrosum* (10 %). Менее чем в 10 м от берега глубина торфяной залежи достигает 1.5 м. Под всеми ранее описанными болотными участками она была глубже. От реки с относительно выработанным руслом болото отделяет полоса кедрово-елового леса шириной в несколько сот метров.

Если рассматривать лишь часть профиля от северного берега до середины болота и не принимать во внимание морфометрические характеристики и специфику растительности гряд, то можно сделать вывод, что здесь мы имеем дело с классическим аапа-болотом; от восточного берега до срединной топи представлен аналог южно-карельского варианта аапа-болота. Данное болото предстает как болото «односторонне периферически-олиготрофного» ряда развития. Южная окрайка болота имеет значительно более евтрофный характер, чем мочажины-озерки центральной части.

SUMMARY

The vegetation and the micro-landscape structure of an aapa-mire in the Surgutskoye Polesye (West Siberia) have been studied.

УДК 581.526.4 (235) (571.6) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© С. В. Осипов

КУСТАРНИКОВЫЕ СООБЩЕСТВА ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ БУРЕИНСКОГО НАГОРЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК)

S. V. OSIPOV. SHRUBBERIES OF THE UPPER PART OF THE BUREINSKOYE HIGHLAND (FAR EAST)

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159

Поступила 25.11.1999
Окончательный вариант получен 15.09.2000

В верхней части Буреинского нагорья представлены сообщества *Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa*, *Salix krylovii*, *Betula divaricata* и *Rhododendron aureum*. При классификации использованы следующие ранги эколого-фитоценологического подхода: ассоциация — группа ассоциации — формация — группа формаций — класс формаций — тип растительности. Охарактеризованы 13 растительных ассоциаций, приведены типовые геоботанические описания.

Ключевые слова: кустарники, кедровый стланик, классификация растительности, Буреинское нагорье.

Описание кустарниковой и кедровостланиковой растительности Буреинского нагорья содержится в ряде работ (Сочава, 1954; Манько, Розенберг; 1967; Шлотгауэр, 1990; Осипов, 1994 а, б). Однако сведения о ней остаются явно неполными и во многом фрагментарными. Задача данной статьи — дать более полное представление о кустарниковых и кедровостланиковых сообществах верхних поясов Буреинского нагорья.

Район исследований охватывает хребты Ям-Алинь, Дуссе-Алинь, северную часть Буреинского хр. и Баджальский хр. и лежит выше изогипсы 1000 м. Исследования проведены на 6 ключевых участках (табл. 1), из которых 2 расположены на территории Буреинского заповедника (хр. Дуссе-Алинь).

Буреинское нагорье расположено в северной части Амурского геоблока, в пределах мезозойской складчатой эвгеосинклинальной системы и имеет крайне гетерогенное геологическое строение. Здесь

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика изученных участков

№ участка	Местонахождение	Географические координаты		Площадь, км²
		с. ш.	в. д.	
	Хр. Ям-Алинь			
1	Верховья р. Коврижка (приток р. Селиткан)	53°25′	134°49′	200
2	Истоки р. Селиткан	53°11′	134°49′	100
	Хр. Дуссе-Алинь			
3	Правые истоки р. Левая Бурея	52°08′	134°46′	20
4	Верховья р. Браи (приток р. Левая Бурея)	52°03′	134°43′	50
	Баджальский хр.			
5	Верховья р. Болоджок (приток р. Дуки-Макит)	50°42′	135°01′	50
6	Среднее течение р. Герби	50°38′	134°20′	50

представлены довольно крупные гранитные интрузивы и липаритовые эффузивы мелового возраста и плотные осадочные породы разного возраста и разной степени метаморфизма (Тектоническая..., 1978; Красный, 1980). Горные хребты имеют преобладающие высоты порядка 1500 м над ур. м., максимальные высоты превышают 2000 м (Ивашинников, 1992). Ландшафты осевой части горных хребтов меняются от альпинотипного высокогорья с гребневидными вершинами и массивного высокогорья с плоскими вершинными поверхностями до таежно-гольцового среднегорья с округлыми вершинами. Рассматриваемая территория расположена на южной границе многолетнемерзлых горных пород (Казакова, 1976).

Буреинское нагорье характеризуется муссонным климатом умеренных широт. Из-за холодной, сухой и солнечной зимы, прохладного и влажного лета эта территория, несмотря на довольно южные широты, получает относительно мало тепла. Климат характеризуется весьма высокой степенью континентальности (Иванов, 1959; Скрыльник, Скрыльник, 1976). Для диапазона высот от 1000 до 2000 м средняя годовая температура воздуха имеет значения порядка –5— –10 °С (Справочник..., 1966; Короткий и др., 1987; Сазыкин, 1994), средняя температура января — –30 °С, июля — +15 °С. Годовая сумма осадков — 1000 мм, из них 80—90 % выпадает в теплое полугодие (с апреля по октябрь) и 10—20 % — в холодное (с ноября по март) (Карпенко, 1968; Справочник..., 1968; Борисов, 1970). Годовая испаряемость (возможное при данных климатических условиях испарение с открытой пресноводной поверхности) 350 мм (Борисов, 1970). Коэффициент увлажнения (отношение годовой суммы осадков к годовой испаряемости) около 3 и соответствует избыточно увлажненному климату.

Буреинское нагорье расположено в месте контакта таких различных в ботанико-географическом аспекте регионов, как Восточная Сибирь, Охотия и Маньчжурия. На каждом ключевом участке представлены горно-тундровый и подгольцовый поясы и верхняя часть горно-таежного пояса. В горно-тундровом поясе преобладает тундровая (в близких к высотно-поясным условиях) и эпилитно-лишайниковая (на каменистых россыпях и скалах) растительность. На плоских водоразделах встречаются болота. Растительный покров подгольцового пояса образуют заросли кедрового стланика (*Pinus pumila*), тундровая растительность, лиственничные и еловые редколесья, каменно-березовые криволесья (*Betula lanata* (Regel) V. Vassil.), кустарниковые заросли (*Duschekia fruticosa*, *Salix krylovii*, *Betula divaricata*, *Rhododendron aureum*). В подгольцовом поясе довольно широко распространены каменистые россыпи, скалы, встречаются болота, пустоши, луга. Растительный покров верхней части горно-таежного пояса образуют летнехвойные (*Larix cajanderi* Mayr) и темнохвойные (*Picea ajanensis*) леса. В пойме обычны лиственные леса (*Populus suaveolens* Fisch., *Toisusu cardiophylla* (Trautv. et Mey.) Kimura). Встречаются болота.

Материал и методика

Данная работа подготовлена на основе 85 геоботанических описаний. Описания выполнены на пробных площадях протяженностью несколько метров. Для кустарникового яруса определены сомкнутость крон, проективное покрытие и высота, для травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов — проективное покрытие и высота. Проективное покрытие определено на основе эталонов и методических приемов Л. Г. Раменского (1937). На многих пробных площадях выполнено описание почвенного профиля.

Классификация сообществ разработана на основе эколого-фитоценологического подхода (Сукачев, 1931; Шенников, 1964). За основу классификационной иерархии приняты синтаксоны следующих рангов (Дохман, 1960; Проект..., 1989): ассоциация — группа ассоциаций — формация — группа формаций — класс формаций — тип растительности. Изученные сообщества отнесены к одному типу растительности — Кустарниковый гипоарктический (или Кустарниковый бореально-гипоарктический). Однако следует отметить, что класс формаций подгольцовых, субальпийских или гипоарктических стланцев и группа формаций кашкары являются пограничными синтаксонами для данного типа растительности.

Названия синтаксонов образованы преимущественно на основе постоянных доминантных видов и жизненных форм. Далее приведены те синтаксоны других авторов, охарактеризованные на Буреинском нагорье и в прилегающих горных районах (на хребтах Тукурингра, Становой, Джугджур, в северной и средней части Сихотэ-Алиня), с которыми можно соотнести выделенные синтаксоны. При этом различаются 4 степени соответствия: для синтаксонов примерно одного ранга (объема) — соответствует и частично соответствует, для синтаксонов явно различных рангов (объемов) — включает и частично включает. Частота встречаемости сообществ дана по шкале: очень редко — редко — довольно редко — довольно часто — часто — очень часто. Для каждой ассоциации приведены обобщенное описание, составленное на основе всех описаний пробных площадей, и одно полное типовое описание пробной площади. Для общепринятых типов ярусов по преобладающим биоморфам различаются несколько подтипов: для кустарникового — кустарниковый и стланиковый, для травяно-кустарничкового — травяной, кустарничковый и травяно-кустарничковый, для мохово-лишайникового — моховой и лишайниковый подтипы. В обобщенных описаниях для каждого яруса названы постоянные обильные виды.

Описание кустарниковых сообществ

Класс формаций Pinus pumila — подгольцовых, субальпийских или гипоарктических стланцев

Группа формаций Pinus pumila — кедрового стланика

Формация Pinus pumila — кедрового стланика

1. Группа асс. Pinus pumila—Pleurozium schreberi — кедровостланичник зеленомошный. Частично соответствует Кустарничковым кедровникам (Работнов, 1937). Включает группы ассоциаций Кедровые стланики багульниковые (Pumili-Cembreta hypoleuci-ledosa), Кедровые стланики зеленомошниковые (Pumili-Cembreta hypnosa), Кедровые стланики с кашкарой (Pumili-Cembreta aureo-rhododendrosa) (Колесников, 1969) и асс. Кедровый стланик дикрановый (Шлотгауэр, 1990). Включает «Dwarf pine communities with *Rhododenderon aureum* и Dwarf pine communities with green mosses» (Grishin et al., 1996). На склонах и других элементах рельефа в зональных и близких к ним условиях подгольцового пояса. Очень часто.

1а. Асс. Pinus pulima—Pleurozium schreberi—Rhododendron aureum — кедровостланичник кашкарно-плеурозиевый. Соответствует асс. Кедровый стланик кашкарный (Шлотгауэр, 1990). Стланиковый ярус: сомкнутость крон 0.6—1.0, высота 100—350 см, образован *Pinus pumila*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 20—75 %, высота 15—45 см, образован *Rhododendron aureum*, *Ledum macrophyllum*. Лишайниковый ярус имеет проективное покрытие до 15 %. Моховой ярус: проективное покрытие 20—95 %, высота 6—10 см, образован *Pleurozium schreberi* (табл. 2).

2. Группа ассоциаций Pinus pumila—Cladina rangiferina — кедровостланичник кустисто-лишайниковый. Частично соответствует группе ассоциаций Лишайниковые кедровостланики (Шлотгауэр, 1990). На каменистых участках склонов и морен в наиболее олиготрофных мезоморфных условиях подгольцового пояса. Редко.

2а. Асс. Pinus pumila—Cladina rangiferina—Ledum palustre — кедровостланичник багульниково-кладиновый. Стланиковый ярус: сомкнутость крон 0.75—0.95, высота 60—140 см, образован *Pinus pumila*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 20—60 %, высота 25—35 см, образован *Ledum palustre*, *Rhododendron aureum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Cassiope redowskii*. Лишайниковый ярус: проективное покрытие 40—75 %, высота 10—14 см, образован *Cladina rangiferina*, *C. stellaris* и *Cetraria laevigata*. Моховой ярус отсутствует или имеет проективное покрытие до 35 %, образован *Pleurozium schreberi*.

3. Группа ассоциаций Pinus pumila—Sphagnum angustifolium — кедровостланичник сфагновый. Соответствует группе ассоциаций Кедровые стланики с сфагновым покровом (Pumili-Cembreta sphagnosa subalpina) (Колесников, 1969). На склонах и моренах в гигроморфных условиях подгольцового пояса, главным образом на участках с длительно сохраняющейся мерзлотой. Редко.

3а. Асс. Pinus pumila—Sphagnum angustifolium—Ledum macrophyllum — кедровостланичник кустарничково-сфагновый. Редко. Стланиковый ярус: сомкнутость крон 0.8—1.0, высота 130—180 см, образован *Pinus pumila*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 45—75 %, высота 45—50 см, образован *Rhododendron aureum* и *Ledum macrophyllum*. Моховой ярус: проективное покрытие 55—90 %, высота 10—11 см, образован *Sphagnum angustifolium*.

3б. Асс. Pinus pumila—Sphagnum angustifolium—Viola kusnezowiana — кедровостланичник разнотравно-сфагновый. Очень редко. Стланиковый ярус: сомкнутость крон 0.9, проективное покрытие 20 %, высота 200 см, образован *Pinus pumila*. Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 25 %, высота 10 см, образован *Ligularia sibirica*, *Viola kusnezowiana* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 85 %, высота 7 см, образован *Sphagnum angustifolium*.

Класс формаций Betula nana — гипоарктических, подгольцовых или субальпийских кустарников

Группа формаций Duschekia fruticosa — ольховника

Формация Duschekia fruticosa — ольховника кустарникового

4. Группа ассоциаций Duschekia fruticosa —Veratrum oxysepalum — ольховник разнотравный. На склонах, в эрозионных ложбинах склонов и в пойме ручьев подгольцового пояса, в том числе в близких к зональным условиях. Довольно редко.

4а. Асс. Duschekia fruticosa—Veratrum oxysepalum—Calamagrostis purpurea — ольховник вейниково-разнотравный. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.85—1.0, высота 2.2—3.7 м, образован *Duschekia fruticosa*. Травяной ярус: проективное покрытие 20—75 %, высота 20—60 см, образован *Calamagrostis purpurea*, *Veratrum*

ТАБЛИЦА 2

Типовые описания сообществ

Номер синтаксона	1а	2а	3а	3б	4а	5а	5б	6а	6б	7а	8а	9а	10а
Номер ключевого участка (по табл. 1)	5	5	5	4	5	5	5	2	2	2	2	5	5
Почва	ОЩ	ПБп	ОЩ	—	—	?БТ	—	ДП	ПД	ПБп	ПБп	—	—
Размер пробной площади, м	10	8	8	10	10	8	10 × 5	10 × 5	10 × 5	10 × 5	10 × 5	5	2
Высота над ур. м., м	1540	1300	1180	1200	1540	1450	1600	1350	1270	1400	1350	1670	1570
Уклон, град.	22	38	34	13	10	24	30	3	4	13	10	22	25
Азимут, град.	330	265	300	310	10	25	350	315	45	300	135	90	260
Кустарниковый ярус	0.95	0.9	0.9	0.9	0.85	0.95	0.95	1.0	0.9	1.0	0.9	—	—
Высота, м	1.9	1.4	1.8	2	2.8	2.2	2.6	1.8	0.8	1.5	1	—	—
Pinus pumila (Pall.) Regel	0.9	0.9	0.9	0.9	—	0.1	0.25	—	—	+	+	—	—
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar	—	—	—	—	0.85	0.9	0.9	—	—	—	—	—	—
Salix krylovii E. Wolf	—	—	—	—	—	—	—	1.0	0.9	—	0.05	—	—
S. udensis Trautv. et Mey.	—	—	—	—	—	0.1	0.05	—	—	—	—	—	—
Betula divaricata Ledeb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.0	0.9	—	—
Травяно-кустарничковый ярус	30	20	75	25	75	30	10	80	35	30	30	65	50
Высота, см	40	25	50	10	60	40	25	40	20	30	15	40	20
Кустарнички, низкие кустарники и полукустарнички	30	20	75	6	15	25	8	+	3	30	5	65	50
Rhododendron aureum Georgi	18	—	15	—	10	20	3	—	—	10	—	50	35
Vaccinium vitis-idaea L.	8	3	25	—	—	1	—	—	+	—	+	—	6
Spiraea beauverdiana Schneid.	—	—	—	—	8	10	—	—	—	5	1	5	—
Phyllodoce caerulea (L.) Bab.	—	—	—	—	+	1	—	—	—	—	—	25	15
Rubus arcticus L.	—	—	—	—	—	—	—	+	3	+	3	—	—
Linnaea borealis L.	—	—	—	—	—	4	—	—	—	+	1	—	—
Cassiope redowskii (Cham. et Schlecht.) G. Don fil.	3	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ledum macrophyllum Tolm.	5	—	45	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—
Sieversia pusilla (Gaertn.) Hult.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	5
Sorbaria grandiflora (Sweet) Maxim.	—	—	—	5	—	—	7	—	—	—	—	—	—
Ledum palustre L.	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	+	—	—

Травы	—	—	—	20	70	25	3	80	35	+	30	5	—
Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin.	—	—	—	—	18	10	—	15	15	—	+	—	—
Tilingia ajanensis Regel et Til.	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	5	1	—
Aconitum karafutense Miyabe et Nakai	—	—	—	—	5	—	—	+	+	—	+	—	—
Sanguisorba stipulata Raf.	—	—	—	—	—	—	—	20	3	+	20	—	—
Ligularia sibirica (L.) Cass.	—	—	—	10	8	—	—	+	+	—	—	—	—
Saussurea triangulata Trautv. et Mey.	—	—	—	—	5	—	—	+	+	—	—	—	—
Aegopodium alpestre Ledeb.	—	—	—	—	5	—	—	2	+	—	—	—	—
Carex pallida C. A. Mey.	—	—	—	—	—	—	—	5	—	+	3	—	—
Polemonium schmidtii Klok.	—	—	—	—	—	—	—	5	5	—	3	—	—
Veratrum oxysepalum Turcz.	—	—	—	—	40	—	—	20	—	—	+	—	—
Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	3	—
Viola epipsiloides A. et D. Love	—	—	—	—	—	—	—	3	1	—	+	—	—
Streptopus streptopoides (Ledeb.) Frye et Rigg	—	—	—	—	+	7	—	—	—	+	—	—	—
Lycopodium annotinum L.	—	—	—	—	3	10	—	—	—	—	—	—	—
Festuca ovina L.	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—	1	—	—
Aconitum umbrosum (Korsh.) Kom.	—	—	—	—	15	—	—	15	—	—	—	—	—
Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd.	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	+	—	—
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
Angelica saxatilis Turcz. ex Ledeb.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—
Trollius uniflorus Sipl.	—	—	—	—	10	—	—	+	—	—	—	—	—
Tephroseris lenensis (Schischk.) Holub	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
Carex sabynensis Less. ex Kunth	—	—	—	+	5	—	—	—	—	—	—	—	—
C. rigidioides Gorodk.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—
Petasites rubellus (J. F. Gmel.) Toman	—	—	—	—	—	10	2	—	—	—	—	—	—
Мохово-лишайниковый ярус	45	70	90	85	18	70	4	5	65	95	90	50	40
Высота, см	10	12	11	7	4	9	3	3	6	7	7	7	9
Мхи	45	1	90	85	18	70	4	5	65	95	90	40	2
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	25	+	15	1	—	10	+	—	5	90	20	30	—
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.	20	—	10	—	—	—	+	—	+	+	+	3	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Номер синтаксона	1а	2а	3а	3б	4а	5а	5б	6а	6б	7а	8а	9а	10а
Номер ключевого участка (по табл. 1)	5	5	5	4	5	5	5	2	2	2	2	5	5
Почва	ОЩ	ПБп	ОЩ	—	—	?БТ	—	ДП	ПД	ПБп	ПБп	—	—
Размер пробной площади, м	10	8	8	10	10	8	10 × 5	10 × 5	10 × 5	10 × 5	10 × 5	5	2
Высота над ур. м., м	1540	1300	1180	1200	1540	1450	1600	1350	1270	1400	1350	1670	1570
Уклон, град.	22	38	34	13	10	24	30	3	4	13	10	22	25
Азимут, град.	330	265	300	310	10	25	350	315	45	300	135	90	260
Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp.	—	—	3	25	—	40	1	—	60	—	—	3	—
Polytrichum jensenii Hag.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	3	20	—	—
Dicranum sp.	2	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	5	—
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	—	—	—	—	3	—	—	—	+	—	+	—	—
Sphagnum angustifolium (Russ. ex Russ.) C. Jens.	—	—	65	60	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) Fleisch.	—	—	—	—	15	—	—	1	—	—	—	—	—
Лишайники	3	70	—	+	—	—	—	—	+	+	+	15	40
Cetraria laevigata Rassad.	3	15	—	—	—	—	—	—	+	+	+	5	15
Cladina rangiferina (L.) Nyl.	—	30	—	+	—	—	—	—	—	—	—	10	25
Cladonia ecmocyna Leight.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	1
C. uncialis (L.) F. H. Wigg.	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Число видов	9	14	8	12	23	20	15	20	27	18	35	16	9

Примечание. Почва: ОЩ — органогенно-щебнистая, ПБп — подбур перегнойный, БТ — бурая таежная, ДП — пойменная дерновая, ПД — перегнойно-дерновая. Для древесных пород и кустарников указана сомкнутость крон, «+» означает менее 0.05. Для видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов указано проективное покрытие в %, «+» означает менее 0.5 %. В описаниях также присутствуют следующие виды: 2а — *Loeskypnum badium* (Hartm.) Paul (+), *Dicranum congestum* Brid. (+), *Ptilidium ciliare* (L.) Hapme (+), *Sphenolobus saxicola* (Schrad.) Steph. (+), *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo (30), 3б — *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. (0.05, высота 3.5 м), *Viola kusnezowiana* W. Beck. (10), *Corydalis gigantea* Trautv. et Mey. (3), 4а — *Aruncus dioicus* (Walt.) Fern. (6), *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt (+), *Bistorta elliptica* (Willd. ex Spreng.) Kom. (+), *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub (+), 5а — *Oxalis acetosella* L. (1), *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey. (1), *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. (10), *Dicranum majus* Sm. (10), 5б — *Rhodiola rosea* L. (+), *Artemisia lagocephala* (Bess.) DC. (+), *Dicranum bonjeanii* De Hot. (3), 6а — *Petasites tatewakianus* Kitam. (+), *Brachythecium reflexum* (Starke) Schimp. (5), 6б — *Carex atherodes* Spreng. (1), *Thalictrum kemense* (Fries) Koch (1), *Trientalis europaea* L. (+), *Galium boreale* L. (+), *Aconitum subvillosum* Worosch. (+), *Poa sibirica* Roshev. (+), *Brachythecium* sp. (+), 7а — *Coptis trifolia* (L.) Salisb. (+), *Sphagnum russowii* Warnst. (+), 8а — *Salix fuscescens* Anderss. (+), *Pyrola minor* L. (+), *Festuca rubra* L. (+), *Luzula sibirica* V. Krecz. (+), *Lagotis minor* (Willd.) Standl. (+), *Carex kreczetoviczii* Egor. (+), *Carex globularis* L. (+), *Sphagnum girgensohnii* Russ. (40), *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. (+), 9а — *Acelidanthus anticleoides* Trautv. et C. A. Mey. (+), *Cetraria islandica* (L.) Ach. (+). Число видов и проективное покрытие ярусов указаны с учетом видов, приведенных в примечании.

oxysepalum, *Aconitum umbrosum* и др. Моховой ярус отсутствует или имеет проективное покрытие до 20 %.

5. Группа ассоциаций Duschekia fruticosa—Pleurozium schreberi — ольховник зеленомошный. На склонах в близких к зональным условиях подгольцового пояса. Редко.

5а. Асс. Duschekia fruticosa—Pleurozium schreberi—Rhododendron aureum — ольховник кашкарно-зеленомошный. Редко. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.8—1.0, высота 2—5 м, образован *Duschekia fruticosa*. Травяно-кустарничковый или кустарничково-кустарниковый ярус: проективное покрытие 10—45 %, высота 20—40 см, образован *Rhododendron aureum*, *Calamagrostis purpurea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 20—70 %, высота 3—9 см, образован *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и др.

5б. Асс. Duschekia fruticosa—Hylocomium splendens — ольховник редкопокровный. Очень редко. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.95—1.0, высота 2.2—2.6 м, образован *Duschekia fruticosa*. Нижние ярусы фрагментарные: проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 3—10 %, высота 10—25 см, проективное покрытие мохового яруса 4—20 %.

Группа формаций Salix lanata — кустарниковых ив

Включает формацию Ивняки с доминированием *Salix krilovii*, *S. divaricata* (Шлотгауэр, 1990).

Формация Salix krylovii — ивы Крылова

6. Группа ассоциаций Salix krylovii—Polemonium schmidtii — ивняк разнотравный. В пойме и на склоновых шлейфах подгольцового пояса. Довольно редко.

6а. Асс. Salix krylovii—Aconitum umbrosum — ивняк вейниково-разнотравный. Довольно редко. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.9—1.0, проективное покрытие 55—80 %, высота 100—180 см, образован *Salix krylovii*. Травяной ярус: проективное покрытие 40—80 %, высота 25—40 см, образован *Calamagrostis purpurea*, *Carex pallida*, *Aegopodium alpestre*, *Sanguisorba stipulata*, *Aconitum umbrosum* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 1—7 %.

6б. Асс. Salix krylovii—Viola epipsiloides — ивняк зеленомошно-разнотравный. Очень редко. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.8—0.9, высота 35—85 см, образован *Salix krylovii*. Травяной ярус: проективное покрытие 25—55 %, высота 10—25 см, образован *Sanguisorba stipulata*, *Polemonium schmidtii*, *Calamagrostis purpurea*, *Festuca ovina* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 60—70 %, образован *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и др.

Группа формаций Betula nana — кустарниковых берез (ерника)

Частично включает формацию Ерниковые тундры с доминированием *Betula exilis* (Шлотгауэр, 1990).

Формация Betula divaricata — березы растопыренной

Соответствует формации Ерники с доминированием Betula divaricata (Шлотгауэр, 1990).

7. Группа ассоциаций Betula divaricata—Pleurozium schreberi — ерник зеленомошный. На склонах и седловинах в нивальных условиях подгольцового пояса. Редко.

7а. Асс. Betula divaricata—Pleurozium schreberi—Rhododendron aureum — ерник кустарничково-плеурозиевый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.9—1.0, проективное покрытие 25—60 %, высота 100—170 см, образован *Betula divaricata.* Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 20—60 %, высота 10—30 см, образован *Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana*, *Vaccinium uliginosum* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 30—90 %, высота 6—7 см, образован *Pleurozium schreberi.*

8. Группа ассоциаций Betula divaricata—Sphagnum girgensohnii — ерник сфагновый. Соответствует асс. Ерник сфагновый (Шлотгауэр, 1990). На склонах в нивальных условиях подгольцового пояса. Очень редко.

8а. Асс. Betula divaricata—Sphagnum girgensohnii—Polytrichum jensenii — ерник долгомошно-сфагновый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.9, проективное покрытие 30—40 %, высота 100—110 см, образован *Betula divaricata.* Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 20—25 %, высота 12—15 см, образован *Sanguisorba stipulata*, *Tilingia ajanensis*, *Rubus arcticus* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 90 %, высота 7 см, образован *Sphagnum girgensohnii* и др.

Группа формаций Rhododendron aureum — кашкары

Формация Rhododendron aureum — рододендрона золотистого

9. Группа ассоциаций Rhododendron aureum—Pleurozium schreberi — кашкарник зеленомошный. На склонах, седловинах и моренах в нивальных условиях подгольцового пояса. Довольно часто.

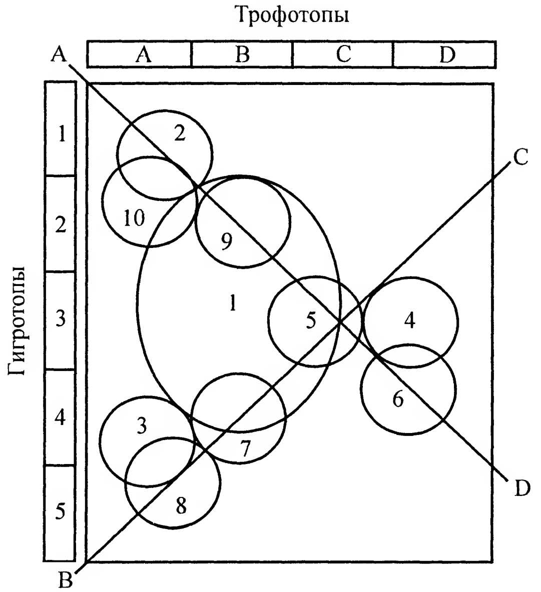
9а. Асс. Rhododendron aureum—Pleurozium schreberi — кашкарник филлодоцево-плеурозиевый. Верхний кустарничковый ярус (ярус низких кустарников): сомкнутость крон 1.0, проективное покрытие 50—75 %, высота 35—45 см, образован *Rhododendron aureum.* Нижний кустарничковый ярус: проективное покрытие 15—55 %, высота 12—20 см, образован *Phyllodoce caerulea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 20—40 %, высота 6—8 см, образован *Pleurozium schreberi* и др.

10. Группа ассоциаций Rhododendron aureum—Cladina rangiferina — кашкарник кустисто-лишайниковый. На склонах и моренах в близких к зональным условиях подгольцового и нижней части горно-тундрового поясов. Очень редко.

10а. Асс. Rhododendron aureum—Phyllodoce caerulea—Cladina rangiferina — кашкарник филлодоцево-кладиновый. Верхний кустарничковый ярус: сомкнутость крон 1.0, проективное покрытие 35 %, высота 20 см, образован *Rhododendron aureum.* Нижний кустарничковый ярус: проективное покрытие 25 %, высота 10 см, образован *Phyllodoce caerulea* и др. Лишайниковый ярус: проективное покрытие 40 %, высота 9 см, образован *Cladina rangiferina* и *Cetraria laevigata.*

Кедровый стланик является одним из наиболее активных видов верхних поясов Буреинского нагорья. Наиболее активен он в подгольцовом поясе, где образует обширные заросли. Небольшие участки кедровостланичников встречаются в горно-тундровом поясе. Основными факторами, ограничивающими распространение сообществ кедрового стланика, являются лесная растительность, курумовые процессы и снежный покров (кедровый стланик не образует сообществ как на ветробойных участках с минимальной мощностью снежного покрова, так и на участках с поздним сходом снега). Сообщества *Duschekia fruticosa*, *Salix krylovii*, *Betula divaricata* и *Rhododendron aureum* встречаются относительно небольшими участками в подгольцовом поясе, а также в нижней части горно-тундрового и верхней части горно-таежного поясов.

На рисунке представлена ординационная схема групп ассоциаций кустарниковых сообществ. За основу взята эдафическая сетка П. С. Погребняка (1955), с которой



Группы ассоциаций кустарниковой растительности в системах эдафических координат П. С. Погребняка (1955) и В. Н. Сукачева (1931).

совмещены координатные оси В. Н. Сукачева (1931). Взаимное соответствие этих систем координат показано В. Л. Леонтьевым (1951) и в несколько ином виде — А. Г. Крыловым (1984) (здесь использована схема А. Г. Крылова). Изученные сообщества представлены четырьмя биоморфциклами (Соколов, 1962; Крылов, 1984), каждый из которых имеет особый эдафический ареал. Центральную часть ординационного пространства занимают сообщества зеленомошного биоморфцикла, который представлен формациями Pinus pumila, Duschekia fruticosa, Betula divaricata и Rhododendron aureum. Наиболее богатые мезофитные местообитания занимают сообщества разнотравного биоморфцикла, представленные формациями Duschekia fruticosa и Salix krylovii. Олиготрофные мезоксерофитные местообитания занимают сообщества кустисто-лишайникового биоморфцикла, представленные формациями Pinus pumila и Rhododendron aureum. Олиготрофные гигрофитные местообитания занимают сообщества сфагнового биоморфцикла, представленные формациями Pinus pumila и Betula divaricata.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисов А. А. Климатография Советского Союза. Л., 1970. 331 с.

Дохман Г. И. О системе диагностических признаков единиц растительности // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 5. С. 637—648.

Иванов Н. Н. Пояса континентальности земного шара // Изв. Всесоюз. геогр. общ-ва. 1959. Т. 91. Вып. 5. С. 410—423.

Ивашинников Ю. К. Структурно-геоморфологические особенности строения и районирования юга Дальнего Востока // Вопросы географии и геоморфологии советского Дальнего Востока. Владивосток, 1992. С. 108—132.

Казакова Н. М. Сравнительный анализ распространения современного и древнего ледникового и мерзлотного рельефа Азии // География и палеогеография климоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 10—45.

Карпенко А. С. Карта годовых осадков: Врезка // Карта растительности бассейна Амура. Масштаб 1 : 25 000 00 / Под ред. В. Б. Сочавы. 1968.

Колесников Б. П. Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1969. 108 с.

Короткий А. М., Мохова Л. М., Пушкарь В. С. Климатические смены голоцена и развитие ландшафтов гольцовой зоны Центрального Ям-Алиня // Палеогеографические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 4—19.

Красный Л. И. Геология региона Байкало-Амурской магистрали. М., 1980. 159 с.

Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 182 с.

Леонтьев В. Л. Выступление на совещании по лесной типологии // Тр. совещания по лесной типологии. М., 1951. С. 113—115.

Манько Ю. И., Розенберг В. А. Очерк растительности междуречья Амур-Амгунь // Комаровские чтения. Владивосток, 1967. Вып. 14. С. 59—86.

Осипов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы фитоценозов // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 4. С. 99—110.

Осипов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы территориальных единиц // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 7. С. 66—74.

Погребняк П. С. Основы лесной типологии. Киев, 1955. 456 с.

Проект Всесоюзного кодекса фитоценологической номенклатуры / Сост. В. Ю. Нешатаев. Л., 1989. 22 с.

Работнов Т. А. Растительность высокогорного пояса бассейна верховьев рек Алдана и Тимптона // Изв. Всесоюз. геогр. общ-ва. 1937. Т. 69. Вып. 4. С. 585—605.

Раменский Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М., 1937. 100 с.

Сазыкин А. М. Гляциальная геоморфология Буреинского нагорья: Дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток, 1994. 195 с.

Скрыльник Г. П., Скрыльник Т. А. Характеристика континентальности Дальнего Востока // География и палеогеография климоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 46—51.

Соколов С. Я. Таксономия лесных ассоциаций // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 110—123.

Сочава В. Б. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии наук СССР. Л,, 1934. Ч. 1. С. 109—242.

Справочник по климату СССР. Л., 1966. Вып. 25. Ч. 2. 312 с.; Л., 1968. Ч. 4. 275 с.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л., 1931. 328 с.

Тектоническая карта Дальнего Востока и сопредельных районов (на формационной основе). Масштаб 1 : 2 000 000. Главн. ред. Б. А. Косыгин, Л. М. Парфенов. М., 1978. 8 л.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Шлотгауэр С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 225 с.

Grishin S. Y., Krestov P., Okitsu S. The subalpine vegetation of Mt. Vysokaja, central Sikhote-Alin // Vegetation. 1996. Vol. 127. P. 155—172.

SUMMARY

Pinus pumila, *Duschekia fruticosa*, *Salix krylovii*, *Betula divaricata* and *Rhododendron aureum* form scrub communities in the upper part of the Bureinskoye Highland. Six syntaxon ranks of the ecological-phytocoenological approach are used: associatio — grex associationum — formatio — grex formationum — classus formationum — typus vegetations. 13 associations are described. The typical geobotanical descriptions are cited.

УДК 56.017.2 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© А. А. Андреев, В. А. Климанов, Л. Д. Сулержицкий

ИСТОРИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КЛИМАТА ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ В ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЕ И ГОЛОЦЕНЕ

A. A. ANDREEV, V. A. KLIMANOV, L. D. SULERZHITSKY. HISTORY OF VEGETATION AND CLIMATE OF CENTRAL YAKUTIA DURING THE LATE GLACIAL AND HOLOCENE

Институт географии РАН
109017 Москва, Старомонетный пер., 29
Поступила 6.08.1999
Окончательный вариант получен 31.08.2001

Новые палинологические и радиоуглеродные данные, полученные из озерных отложений Центральной Якутии, позволили дополнить историю растительности этого региона в голоцене и позднеледниковье. В позднеледниковое время здесь господствовали полынно-злаково-разнотравные сообщества. С переходом к предбореальному времени доминирующим типом растительности стали лиственничные леса с большим участием березы. Сосновые леса в Центральной Якутии появляются около 6000 лет назад. Климатические реконструкции по палинологическим данным позволили детально проследить изменения климата от аллереда до настоящего времени.

Ключевые слова: пыльца, растительность, климат, голоцен, Центральная Якутия.

Современные природные условия Центральной Якутии являются наиболее близким аналогом ландшафтно-климатической обстановки перигляциальных областей Северной Евразии в поздневалдайское время. До настоящего времени климат и растительность Центральной Якутии сохраняют некоторые позднеледниковые черты: очень холодные зимы, сухие и жаркие лета, мозаичность растительного покрова — чередование лесных, лесостепных, степных и тундровых растительных сообществ (Герасимов, 1952; Величко, 1973).

Данные о растительности и климате Центральной Якутии в позднеледниковье и голоцене имеются в ряде публикаций (Караваев, 1948; Гитерман, 1963; Томская, 1975, 1981, 1989; Хотинский, 1977; Мочанов, Саввинова, 1980; Климанов и Шофман, 1982). К сожалению, большинство опубликованных слабо или вовсе не обеспечены радиоуглеродными датами, что наряду с большими интервалами отбора образцов для палинологического анализа затрудняет их корреляцию.

Нами уже были опубликованы реконструкции растительности и климата Центральной Якутии для позднеледниковья и голоцена, полученные в результате спорово-пыльцевого анализа озерных отложений (Андреев, Климанов, 1989; Андреев и др., 1989, 1992; Andreev et al., 1997). В результате детальных исследований 10 м толщи сапропелей из скважины II в оз. Улахан Чабыда (Чабада), расположенного в 20 км западнее г. Якутска на высоком (200 м) берегу р. Лены, были получены новые палинологические и радиоуглеродные данные, которые позволили детально проследить динамику растительности и климата в Центральной Якутии за последние 11 500 лет.

Для реконструкции растительности были использованы как новые данные, так и ранее опубликованные материалы (Андреев, Климанов, 1989; Андреев и др., 1989, 1992) по 6 разрезам озерных отложений, расположенным в бассейне среднего течения Лены и Вилюя (рис. 1). Все озера термокарстового происхождения, бессточные (кроме оз. Богуда). Максимальная глубина воды в озерах не превышала 2 м, а мощность отложений — 4.4—10 м. Скважины бурились торфяным буром ТБГ-1 в центральных частях озер, где обнаруженная мощность отложений была наибольшей. Интервал отбора образцов не превышал 10 см. Обработка образцов на палинологический и ^{14}C анализы велась стандартными методами.

Наиболее детальная спорово-пыльцевая диаграмма разреза сапропелей оз. Улахан Чабыда (скважина II) приведена на рис. 2. Приводится также диаграмма разреза отложений оз. Хомустах (рис. 3), хорошо отражающая изменения растительности в позднеледниковье и первой половине голоцена, и диаграмма разреза отложений оз. Нуочаха (рис. 4), на которой хорошо отражены ландшафтно-климатические изменения за последние 5500 лет.

По каждому спорово-пыльцевому спектру из исследованных разрезов с помощью информационно-статистического метода (Климанов, 1976, 1981) были также выполнены палеоклиматические реконструкции средних температур июля, года и среднегодовой суммы осадков. В основе метода лежит статистическая связь процентного содержания пыльцы деревьев в поверхностных спорово-пыльцевых спектрах с современными климатическими показателями в местах отбора проб. Количественные реконструкции температур и осадков в определенные периоды голоцена по разным разрезам оказались в основном сходными. Наблюдаемые отличия могут быть связаны как с расположением разрезов в разных климатических районах, так и с ошибками реконструкций, которые составляют для средних температур июля и года ±0.6 °C, а для среднегодовой суммы осадков ±25 мм. Так как используемая методика не позволяет количественно определять зимние температуры ниже –34 °C, а в районе исследований современные температуры января ниже –38 °C, то их количественная оценка была сделана на основе средних температур июля и года.

На основе радиоуглеродных датировок и климатических реконструкций для каждого из разрезов были построены палеоклиматические кривые в шкале времени, а затем на их основе были построены обобщенные палеоклиматические кривые отклонений температур от современных значений (рис. 5). Для январских температур

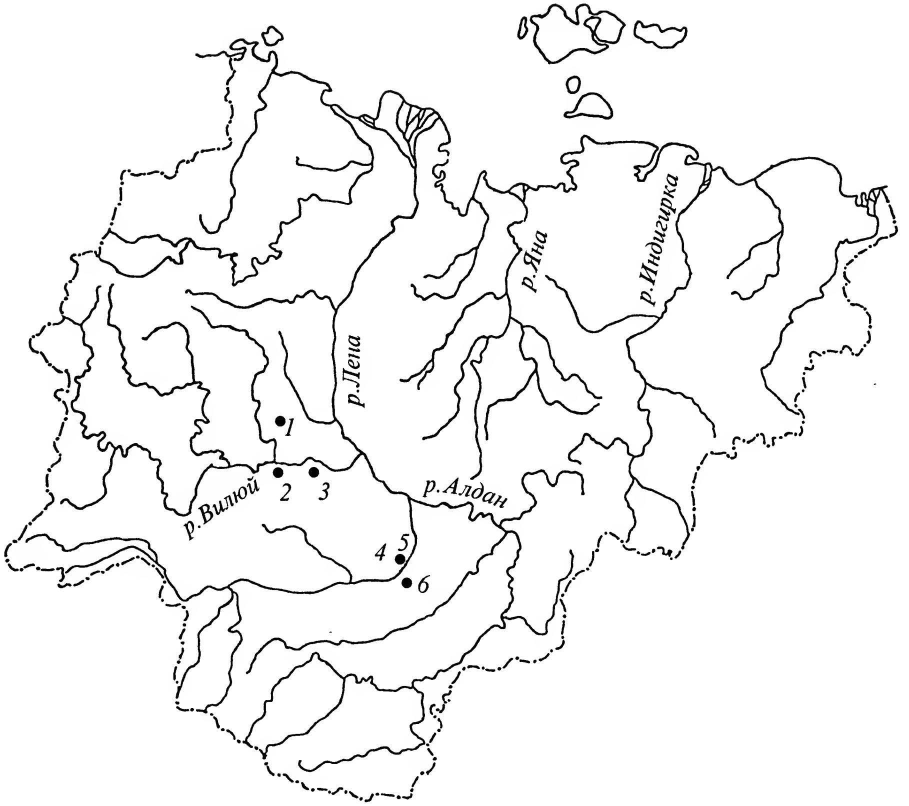


Рис. 1. Картосхема расположения разрезов.

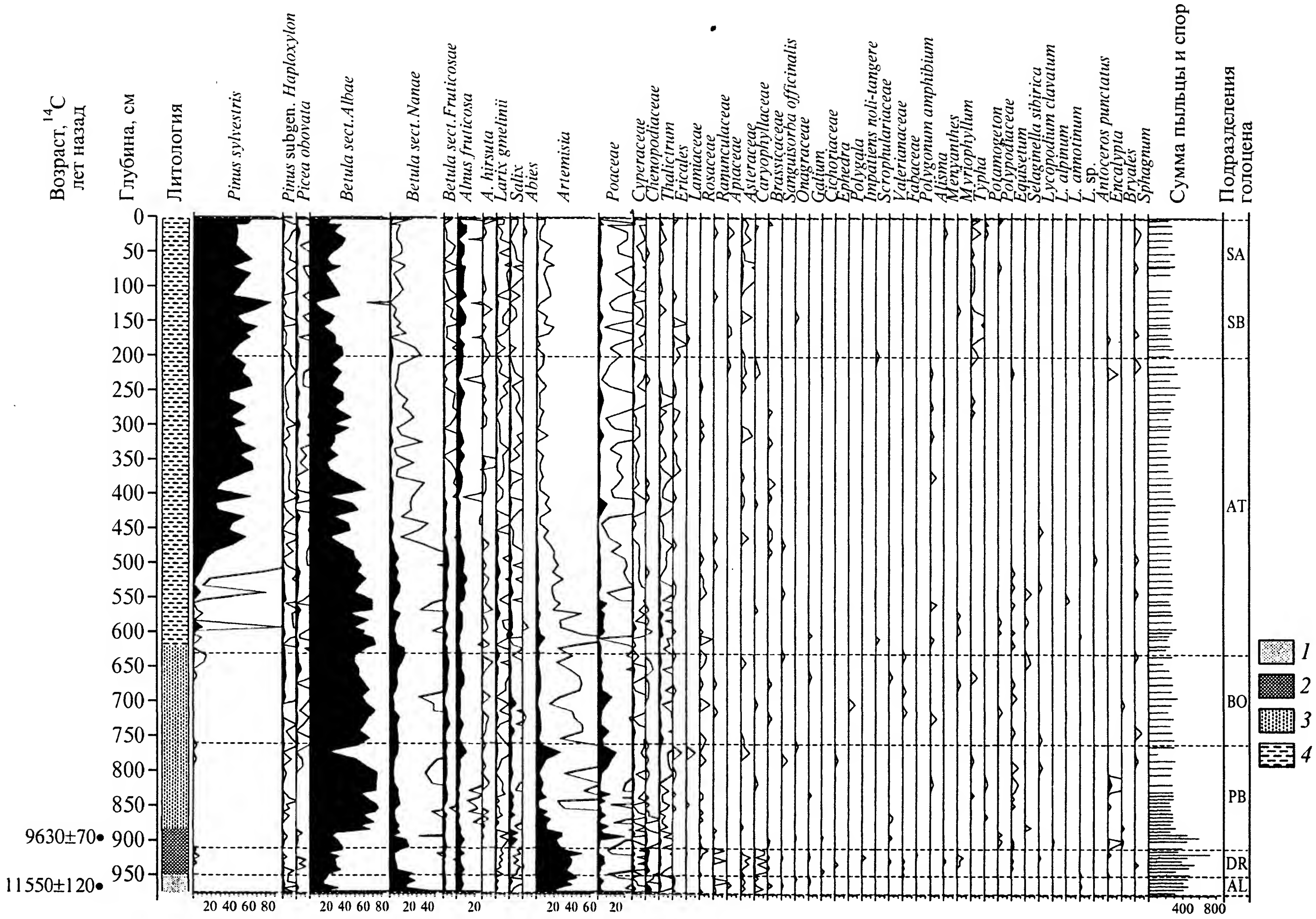
1 — оз. Мадьагара (64° 50′ с. ш., 120° 58′ в. д.); *2* — оз. Хомустах (63° 43′ с. ш., 129° 22′ в. д.); *3* — оз. Богуда (63° 40′ с. ш., 123° 15′ в. д.); *4* — оз. Улахан Чабыда (61° 59′ с. ш., 129° 22′ в. д.), скважина I; *5* — оз. Улахан Чабыда (61° 59′ с. ш., 129° 22′ в. д.), скважина II; *6* — оз. Нуочаха (Нуочага) (61° 18′ с. ш., 129° 33′ в. д.).

палеоклиматическая кривая дается пунктиром ввиду предположительного характера реконструкций. Климатические реконструкции приводятся в отклонениях от современных значений климатических показателей в Центральной Якутии, где средние температуры июля составляют 16—18 °С, января — –38—43 °С, года — –10—12 °С, а современная годовая сумма осадков колеблется между 250 и 300 мм.

Отложения, датированные **аллёредом (AL)** и **поздним дриасом (DR),** обнаружены только в оз. Хомустах и Улахан Чабыда (скважина II). Радиоуглеродные даты 10 400 ± 600 лет назад (ГИН-4176) и 11 550 ± 120 лет назад (ТО-5401), полученные для нижних слоев озерных отложений, позволяют предположить, что термокарстовые озера начали формироваться начиная с **аллерёда (AL)**. В спорово-пыльцевых спектрах этого возраста доминируют полыни и злаки, присутствуют маревые, василистники, гвоздичные, свидетельствуя, что в растительности преобладали группировки с широким участием полыней, злаков, маревых, степного разнотравья. Значительное количество пыльцы берез секций *Nanae* и *Fruticosae* говорит о существовании обширных ерниковых зарослей. Леса произрастали, вероятно, лишь в наиболее благоприятных участках рельефа (долины рек и ручьев, микропонижения) и были подобны современным остепненным березнякам и лиственничникам Центральной

Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений оз. Улахан Чабыда, скважина II.

1 — пески, *2* — глинистый сапропель, *3* — глинисто-водорослевый сапропель, *4* — водорослевый сапропель. Черный, сплошной фон — процентное содержание таксонов, несплошной фон — процентное содержание с увеличением в 10 раз. За 100 % принята сумма всех пыльцевых зерен и спор.


Возраст, ¹⁴C лет назад
Глубина, см
Литология
Pinus sylvestris
Pinus subgen. Haploxylon
Picea obovata
Betula sect. Albae
Betula sect. Nanae
Betula sect. Fruticosae
Alnus fruticosa
A. hirsuta
Larix gmelinii
Salix
Abies
Artemisia
Poaceae
Cyperaceae
Chenopodiaceae
Thalictrum
Ericales
Lamiaceae
Rosaceae
Ranunculaceae
Apiaceae
Asteraceae
Caryophyllaceae
Brassicaceae
Sanguisorba officinalis
Onagraceae
Galium
Cichoriaceae
Ephedra
Polygala
Impatiens noli-tangere
Scrophulariaceae
Valerianaceae
Fabaceae
Polygonum amphibium
Alisma
Menyanthes
Myriophyllum
Typha
Potamogeton
Polypodiaceae
Equisetum
Selaginella sibirica
Lycopodium clavatum
L. alpinum
L. annotinum
L. sp.
Antoceros punctatus
Encalypta
Bryales
Sphagnum
Сумма пыльцы и спор
Подразделения голоцена
0
50
100
150
200
250
300
350
400
450
500
550
600
650
700
750
800
850
900
950
9630±70
11550±120
20 40 60 80
20 40 60 80
20 40
20
20 40 60
20
400 800
SA
SB
AT
BO
PB
DR
AL
1
2
3
4

Якутии. Средние температуры июля были на 1.5—2.5 °С, года — на 3—4.5 °С, января на 2—5 °С ниже современных, осадков выпадало на 50—100 мм меньше, чем в настоящее время.

В спорово-пыльцевых спектрах **позднедриасового** (**DR**) возраста увеличилось содержание пыльцы полыней, злаков, василистников, гвоздичных и других трав, свидетельствующее об увеличении площадей, занимаемых травянистыми степными сообществами. Кустарниковая и особенно лесная растительность в значительной степени деградировали. Согласно климатическим реконструкциям, летние температуры в это время могли быть ниже современных на 3 °С, года — на 5 °С, января — на 6 °С, осадков выпадало на 150 мм меньше, чем в настоящее время.

Рубеж между **позднеледниковым** временем и **голоценом** (**DR/PB**) проводится по резкому повышению содержания пыльцы древесных таксонов в спектрах. В растительном покрове Центральной Якутии в начале **предбореального** периода (**PB**) господствовали остепненные лиственничные и березовые леса, большие площади занимали ерники из кустарниковых видов берез. Радиоуглеродные даты 9990 ± 100 лет назад (ГИН-4173) и 9630 ± 70 лет назад (ТО-5402), полученные для вышележащих слоев сапропеля в озерах Хомустах и Улахан Чабыда (скважина II), свидетельствуют, что смена степных ценозов лесными произошла, как и повсюду в Северной Евразии, около 10 000—10 300 лет назад (Хотинский, 1977; Velichko et al., 1997). Степные ценозы постепенно исчезали из растительности, в разных районах Центральной Якутии это произошло в разное время. Так, в окр. оз. Хомустах уже около 9800 лет назад (9750 ± 40 лет назад, ГИН-4174), а в районе оз. Богуда, например, около 8000 лет назад (7780 ± 100 лет назад, GIN-4510). В целом прослеживается тенденция более раннего исчезновения степных ценозов на западе региона и более длительного сохранения в приленских районах. В лиственничных и березовых лесах в качестве примеси, возможно, появилась сосна и ель, но лишь в приречных местообитаниях и в очень малых количествах. В максимум первого предбореального потепления средние температуры июля были ниже современных на 0.5—1 °С, года — на 1 °С, января на 1—1.5 °С, осадков выпадало на 25 мм меньше.

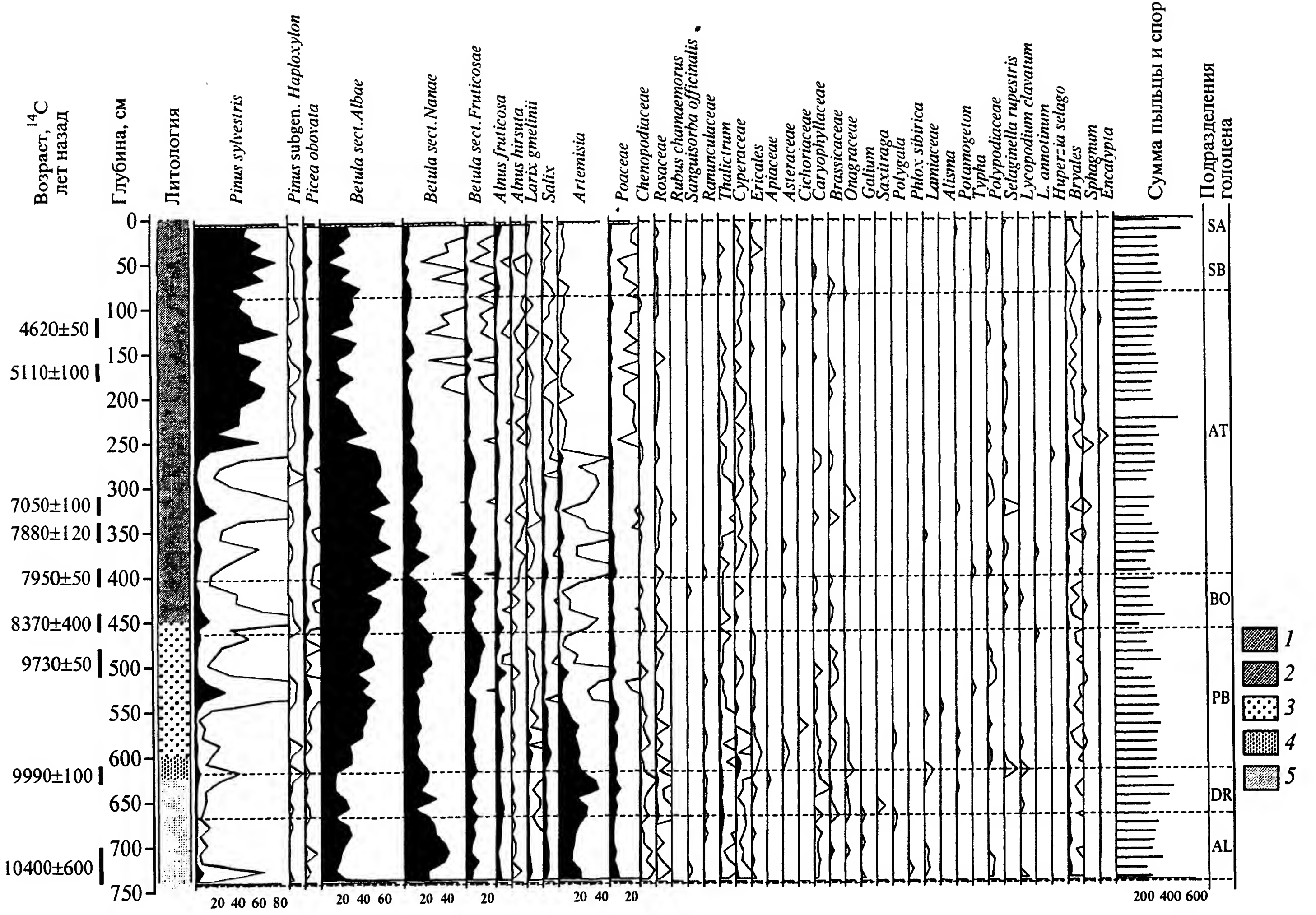
Около 9700 лет назад отмечается некоторое усиление кустарниковых ценозов, говорящее о похолодании. Увеличение содержания пыльцы кустарниковых берез и ольховника в спорово-пыльцевых спектрах указывает на доминирование березовых и березово-лиственничных лесов с участием ольховника, чередующихся с ерниковыми зарослями. Средние температуры июля в это время были ниже современных на 2 °С, года — на 3 °С, января — на 4 °С, осадков выпадало на 75 мм меньше, чем в настоящее время.

Судя по спорово-пыльцевым спектрам, датированным концом предбореального периода, в растительном покрове господствовали лиственничные и березовые леса. Значительные площади занимали заросли из березы тощей и кустарниковой. Средние температуры июля могли быть ниже современных на 0.5—1 °С, года — на 1.5 °С, января — на 2 °С, осадков выпадало меньше, чем в настоящее время, на 75 мм.

Предбореально-бореальный (**PB/BO**) рубеж фиксируется по дальнейшему увеличению содержания пыльцы древесных пород (главным образом берез секц. *Albae*). В растительном покрове Центральной Якутии в начале **бореального** периода (**BO**) доминировали лиственничные и березовые леса с участием ольховника, но большие площади были по-прежнему заняты ерниковыми формациями. Значительное усиление лесной растительности произошло около 9300 лет назад Палеоклиматические реконструкции показывают, что средние температуры июля в это время могли быть ниже современных на 1.5 °С, года — на 2.5 °С, января — на 3—4 °С, осадков выпадало меньше примерно на 50 мм.

Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений оз. Хомустах.

1 — пески, *2* — глинистый сапропель, *3* — известково-водорослевый сапропель, *4* — известково-железистый сапропель, *5* — железистый сапропель. Черный, сплошной фон — процентное содержание таксонов, несплошной фон — процентное содержание с увеличением в 10 раз. За 100 % принята сумма всех пыльцевых зерен и спор.


Возраст, ^{14}C лет назад
Глубина, см
Литология
Pinus sylvestris
Pinus subgen. Haploxylon
Picea obovata
Betula sect.Albae
Betula sect.Nanae
Betula sect.Fruticosae
Alnus fruticosa
Alnus hirsuta
Larix gmelinii
Salix
Artemisia
Poaceae
Chenopodiaceae
Rosaceae
Rubus chamaemorus
Sanguisorba officinalis
Ranunculaceae
Thalictrum
Cyperaceae
Ericales
Apiaceae
Asteraceae
Cichoriaceae
Caryophyllaceae
Brassicaceae
Onagraceae
Galium
Saxifraga
Polygala
Phlox sibirica
Lamiaceae
Alisma
Potamogeton
Typha
Polypodiaceae
Selaginella rupestris
Lycopodium clavatum
L. annotinum
Huperzia selago
Bryales
Sphagnum
Encalypta
Сумма пыльцы и спор
Подразделения голоцена
4620±50
5110±100
7050±100
7880±120
7950±50
8370±400
9730±50
9990±100
10400±600
0
50
100
150
200
250
300
350
400
450
500
550
600
650
700
750
20 40 60 80
20 40 60
20 40
20
20 40
20
200 400 600
SA
SB
AT
BO
PB
DR
AL
1
2
3
4
5

В слоях сапропеля, отложившихся в середине бореального периода, около 8500 лет назад (радиоуглеродная дата 8370 ± 400 лет назад (ГИН-4167) из оз. Хомустах), обнаруживается увеличение содержания пыльцы ели и сосны, что может говорить о появлении еловых и сосновых древостоев в Центральной Якутии. Одновременное уменьшение содержания пыльцы кустарниковых видов берез говорит о деградации ерниковых формаций. Лиственничные и березовые леса продолжали оставаться господствующим типом растительности. В максимум бореального потепления (так называемый **бореальный термический максимум**), отмечаемый повсюду в Северной Евразии (Хотинский, 1977; Velichko et al., 1997; Andreev, Klimanov, 2000), все температурные показатели были ниже современных на 0.5—1 °С, осадков выпадало на 25 мм меньше, чем в настоящее время.

В озерных слоях, накопившихся в конце бореального периода, количество пыльцы сосны и ели уменьшается, а кустарников — увеличивается, свидетельствуя об исчезновении ели и сосны из древостоев и частичном восстановлении ерниковых зарослей. Реконструируемые температуры июля были ниже современных на 1.5—2 °С, года — на 2.5 °С, января — на 3 °С, осадков выпадало на 50—75 мм меньше, чем в настоящее время.

Бореально-атлантический рубеж (**BO/AT**) хорошо прослеживается по увеличению в спорово-пыльцевых спектрах содержания пыльцы берез секц. *Albae*. Для слоев сапропелей, накопившихся в начале **атлантического** периода (**AT**), получены следующие ^{14}C даты: 7950 ± 50 лет назад (ГИН-4173) из оз. Хомустах и 7780 ± 100 лет назад (ГИН-4510) из оз. Богуда. В Центральной Якутии в это время господствовали лиственничники со значительным участием древесных берез и березняки, площади ерников значительно сократились. Климатические реконструкции показывают, что средние температуры июля были ниже современных на 0.5 °С, года — на 1 °С, января — на 1—1.5 °С. Осадков выпадало на 50 мм меньше, чем в настоящее время.

В слоях сапропеля, отложившихся около 7900 лет назад (^{14}C дата 7880 ± 120 лет назад (ГИН-4171), получена из вышележащих слоев сапропеля в оз. Хомустах), наблюдается значительное количество пыльцы кустарников, что свидетельствует о расширении площадей ерниковых ценозов и возможном ухудшении климата в это время. Согласно реконструкциям, средние температуры могли быть ниже современных на 1 °С, года — на 2 °С, января — 3 °С, осадков выпадало на 75 мм меньше, чем в настоящее время.

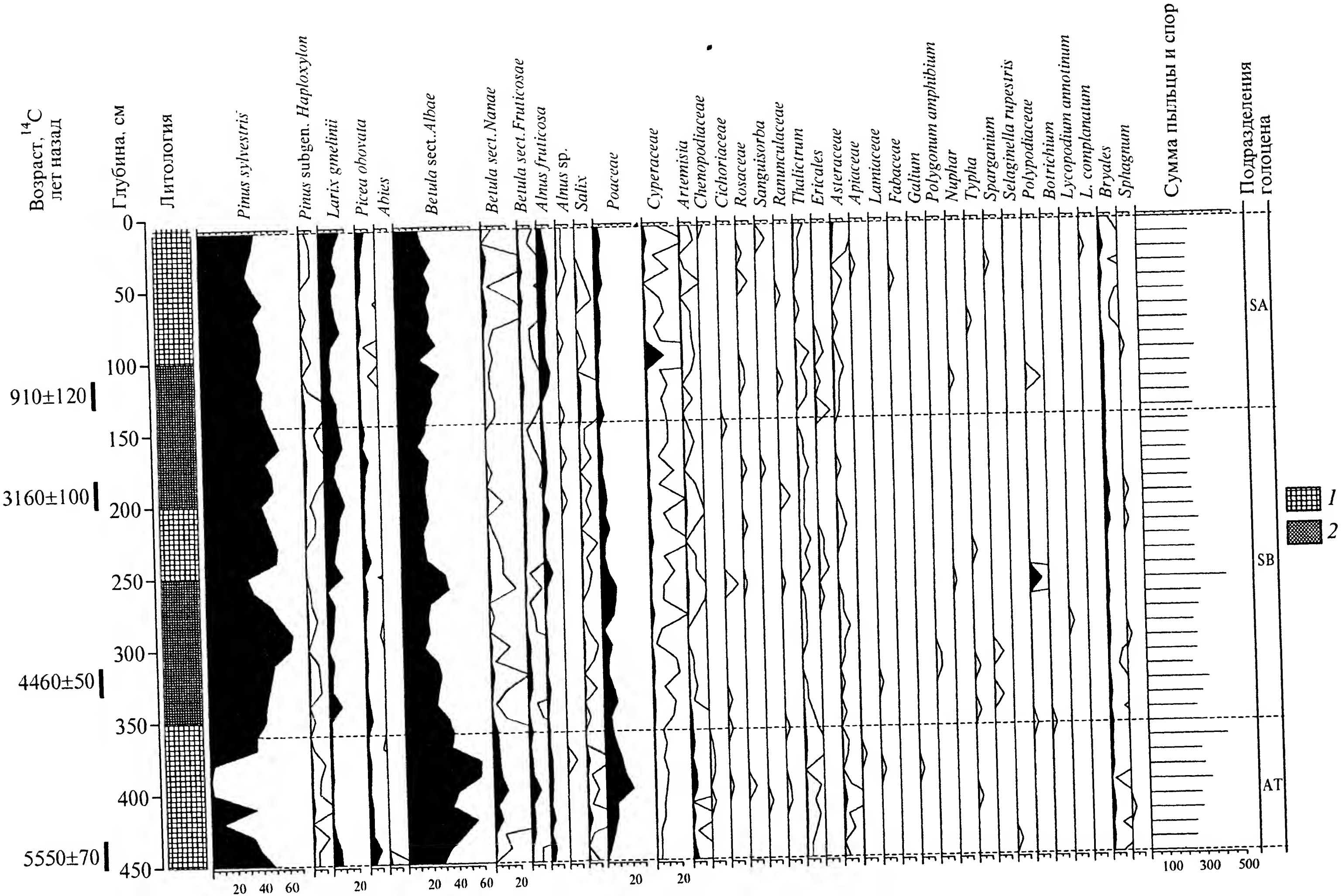
В слоях, отложившихся около 7900 лет назад (7880 ± 120 лет назад (ГИН-4171) из оз. Хомустах и 7740 ± 70 лет назад (GIN-4488) из скважины I в оз. Улахан Чабыда), отмечается уменьшение содержания пыльцы кустарников, свидетельствуя о деградации кустарниковых ценозов. В лиственничных лесах по-прежнему принимали значительное участие древовидные березы, в кустарниковом ярусе преобладали ольховник и береза тощая. Реконструируемые температуры июля были выше современных на 0.5 °С, а среднегодовые температуры оставались ниже примерно на 0.5 °С, что связано, вероятно, с низкими зимними температурами, которые могли быть ниже современных на 1 °С, осадков выпадало меньше примерно на 25 мм.

Небольшое увеличение содержания пыльцы кустарников в вышележащих слоях озерных осадков свидетельствует об усилении роли кустарниковых ценозов. Климатические реконструкции показывают, что средние температуры могли быть ниже современных на 0.5—1 °С, осадков выпадало на 25 мм меньше, чем в настоящее время.

В конце первой трети атлантического периода вновь повышается роль древесной растительности (лиственничных лесов с участием сосны и березы). Реконструируемые

Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений оз. Нуочаха.

1 — глинистый сапропель, *2* — водорослево-глинистый сапропель. Черный, сплошной фон — процентное содержание таксонов, несплошной фон — процентное содержание с увеличением в 10 раз. За 100 % принята сумма всех пыльцевых зерен и спор.


Возраст, ^{14}C лет назад
910±120
3160±100
4460±50
5550±70
Глубина, см
0
50
100
150
200
250
300
350
400
450
Литология
Pinus sylvestris
Pinus subgen. Haploxylon
Larix gmelinii
Picea obovata
Abies
Betula sect. Albae
Betula sect. Nanae
Betula sect. Fruticosae
Alnus fruticosa
Alnus sp.
Salix
Poaceae
Cyperaceae
Artemisia
Chenopodiaceae
Cichoriaceae
Rosaceae
Sanguisorba
Ranunculaceae
Thalictrum
Ericales
Asteraceae
Apiaceae
Lamiaceae
Fabaceae
Galium
Polygonum amphibium
Nuphar
Typha
Sparganium
Selaginella rupestris
Polypodiaceae
Botrichium
Lycopodium annotinum
L. complanatum
Bryales
Sphagnum
Сумма пыльцы и спор
Подразделения голоцена
SA
SB
AT
20 40 60
20
20 40 60
20
20
20
100 300 500
1
2

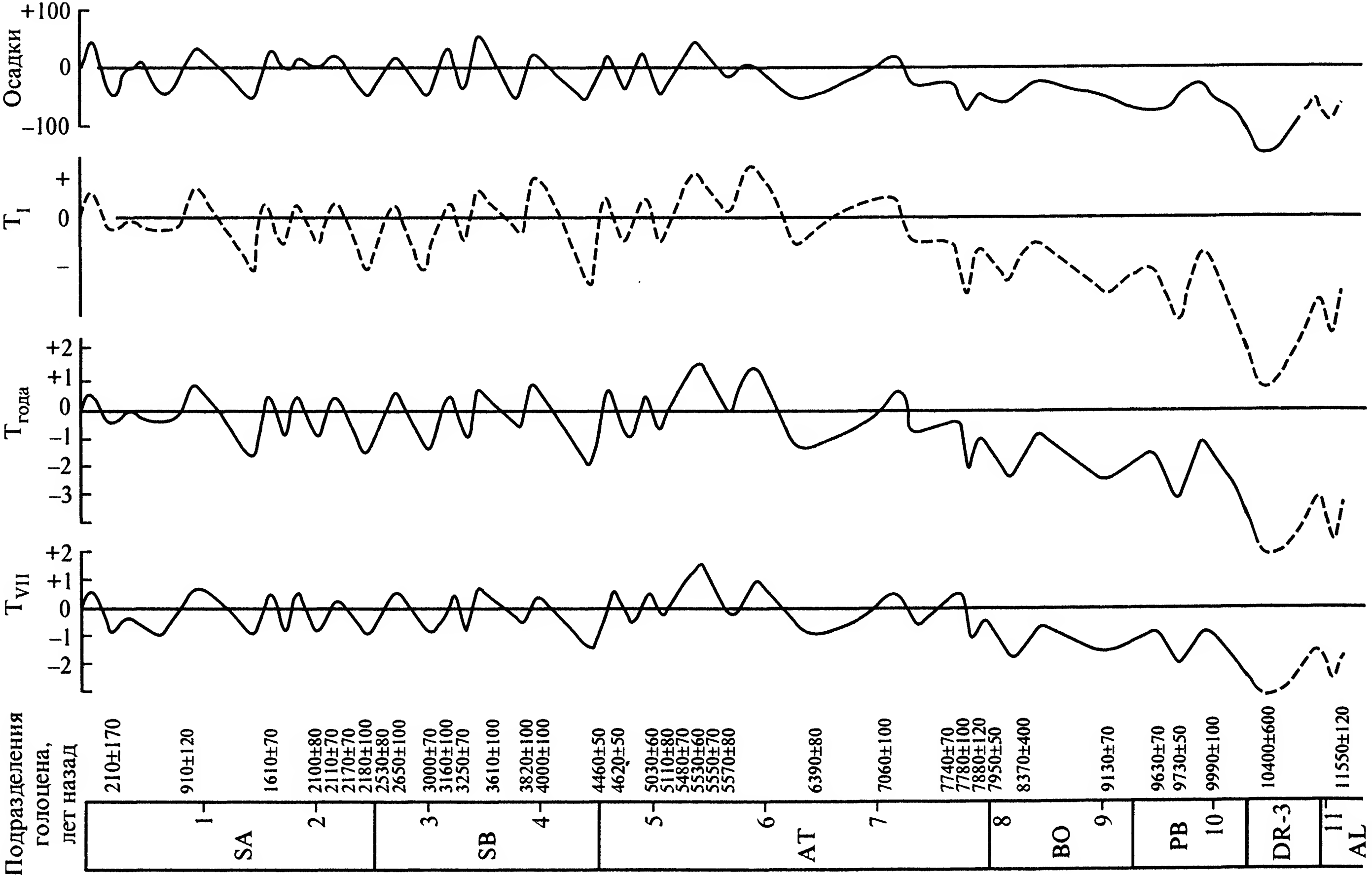


Рис. 5. Осредненные отклонения реконструированных климатических показателей от современных значений.

T_I — температура января, T_{VII} — температура июля, $T_{\text{года}}$ — температура года.

температурные показатели могли быть выше современных на 0.5 °С, осадков выпадало больше на 25 мм.

В спорово-пыльцевых спектрах слоев сапропеля, отложившихся в середине атлантического периода (^{14}С даты: 7050 ± 100 лет назад (ГИН-4170) из оз. Хомустах и 6390 ± 80 лет назад (ГИН—4507) из оз. Богуда), увеличивается содержание пыльцы берез секц. *Nanae* и *Fruticosae*. В лесных сообществах господствовали лиственница и береза, значительные площади занимали кустарниковые ценозы. Средние температуры июля в это время в Центральной Якутии были ниже современных, примерно на 1 °С, года — на 1.5 °С, января — на 2 °С, осадков выпадало на 50 мм меньше, чем в настоящее время. Максимум этого похолодания приходится, как и во многих районах Северной Евразии, примерно на 6400 лет назад (Хотинский, 1977; Velichko et al., 1997).

Отложения последней трети атлантического периода хорошо выделяются во всех исследованных разрезах по резкому повышению содержания пыльцы сосны, свидетельствуя о появлении сосновых лесов в Центральной Якутии. Радиоуглеродная дата 6390 ± 80 лет назад (ГИН-4507), полученная для нижележащих слоев сапропеля в оз. Богуда, и дата 6060 ± 50 лет назад из оз. Краденого (Хотинский, 1977) фиксируют одновременное появление значительных массивов сосновых лесов в разных районах Центральной Якутии. Сходные изменения растительности наблюдаются в это время и в Южной Якутии (Андреев, Климанов, 1991). Лиственничные и березовые леса, вероятно, продолжали господствовать на суглинистых почвах, в то время как на песчаных, хорошо прогреваемых почвах (там, где сезонно талый слой достигал, как и в настоящее время, 1—1.5 м) с этого времени массовое развитие получают сосновые древостои. Климат последней трети атлантического периода был также наиболее благоприятным для развития еловых древостоев.

'Климатические реконструкции выявляют в конце атлантического периода 4 потепления и 3 разделяющих их относительных похолодания. Максимум потепления отмечается около 5500 лет назад, для этого времени получены ^{14}С датировки из оз. Мадьагара — 5480 ± 70 лет назад (ГИН-5151) и 5530 ± 60 лет назад (ГИН-5150); из оз. Нуочаха — 5550 ± 70 лет назад (ГИН-4483); из оз. Богуда — 5570 ± 80 лет назад (ГИН-4505). Реконструированные средние температуры в это время могли быть выше современных примерно на 1.5 °С, осадков выпадало на 50 мм меньше, чем в настоящее время. В потепление, прослеживаемое около 6000 лет назад, средние температуры июля были выше современных на 1 °С, года — 1.5 °С, января — на 1.5—2 °С, осадков выпадало на 10—15 мм больше, чем в настоящее время. В похолодание, разделяющее эти два потепления, средние температуры и осадки были близки к современным (или чуть ниже). После максимального потепления около 5500 лет назад наблюдаются еще два потепления, первое — около 5100 лет назад (^{14}С дата из оз. Хомустах — 5110 ± 80 лет назад (ГИН-4172) и второе около 4600—4700 лет назад (^{14}С дата из оз. Хомустах 4620 ± 50 лет назад (ГИН-4169)). В потепления температуры были выше современных примерно на 0.5 °С, а осадков выпадало больше примерно на 25 мм. В разделяющее эти потепления похолодание температуры июля были ниже современных примерно на 0.5 °С, года — на 0.5—1 °С, января — на 1 °С, осадков выпадало на 25—50 мм меньше, чем в настоящее время.

Атлантическо-суббореальный рубеж (**AT/SB**) прослеживается по уменьшению содержания пыльцы деревьев, особенно ели и отчасти сосны, и по возрастанию содержания пыльцы ольховника, берез секц. *Nanae* и *Fruticosae*. В начале **суббореального** периода (**SB**) на территории Центральной Якутии господствовали лиственничные леса с участием березы и сосны, на песчаных почвах преобладали сосновые леса, значительные площади занимали ерники. Почти полное исчезновение пыльцы сосны из спектров оз. Нуочаха связано, по-видимому, не столько с драматическим похолоданием, сколько с обширным пожаром в окрестностях озера, уничтожившим сосновые древостои. Это косвенно подтверждают и пики пыльцы берез, злаков, полыней, присутствие пыльцы трав (*Poaceae*, *Asteraceae*, *Chenopodiaceae*, *Thalictrum*), обычных для открытых и нарушенных местообитаний.

Наличие двух ^{14}C датировок: из оз. Хомустах — 4620 ± 50 лет назад (ГИН-4169) и из оз. Нуочаха — 4460 ± 50 лет назад (ГИН-4494) позволяет отнести максимум похолодания к 4500 лет назад. В это время средние температуры июля были ниже современных на 1.5 °С, года — на 2 °С, января — на 2—3 °С, осадков выпадало на 50 мм меньше, чем сейчас.

Около 4000 лет назад (радиоуглеродная дата из оз. Богуда — 4000 ± 100 лет назад (ГИН-4504)) уменьшились площади кустарниковых ценозов, в древостоях вновь больше стало ели и сосны. Палеоклиматические реконструкции показывают, что средние температуры июля были выше современных на 0.5 °С, года — на 1 °С, января на 1.5 °С, осадков выпадало на 25 мм меньше, чем в настоящее время.

В слоях сапропеля, отложившихся около 3600—3700 лет назад, снижается участие пыльцы деревьев, особенно сосны и ели, свидетельствуя о сокращении их участия в древостоях. Реконструированные температуры могли быть ниже современных на 0.5 °С, осадков выпадало на 50 мм меньше, чем сейчас.

Около 3500 лет назад, в так называемый **суббореальный термический максимум**, (^{14}C дата из оз. Мадьагара — 3610 ± 100 лет назад (ГИН-5148)), увеличились площади еловых древостоев, а ерниковых — сократились. Господствующими типами растительности были лиственничные леса с участием березы, сосны и ели, а на песчаных почвах чистые сосновые леса. Реконструируемые температуры были выше современных на 0.5—1 °С, осадков выпадало на 50—75 мм больше, чем сейчас.

В слоях сапропеля, отложившихся около 3300 лет назад (^{14}C дата — 3250 ± 70 лет назад (ГИН-4491), полученная по скважине I из оз. Улахан Чабыда), вновь уменьшается содержание пыльцы ели и отчасти сосны, а пыльцы кустарников — увеличивается. В растительности преобладали лиственничные леса с участием березы и сосны и сосновые леса. Климатические реконструкции говорят о кратковременном похолодании с температурами ниже современных на 1 °С, осадков выпадало на 25—50 мм меньше, чем в настоящее время. Подобное похолодание произошло и около 3000 лет назад (^{14}C дата — 3000 ± 70 лет назад (ГИН-5146) из оз. Мадьагара). Средние температуры июля могли быть ниже современных на 1 °С, года — на 1.5 °С, января — на 2 °С, осадков выпадало на 50 мм меньше, чем в настоящее время. Средние температуры разделяющего их потепления были выше современных на 0.5 °С, осадков выпадало на 25—50 мм больше, чем в настоящее время.

В конце суббореального периода, около 2500—2700 лет назад (^{14}C даты из оз. Богуда: 2530 ± 80 лет назад (ГИН-4502) и 2650 ± 90 лет назад (ГИН-4501)), климатические реконструкции выявляют потепление со средними температурами на 0.5 °С выше современных, осадков выпадало на 25 мм больше.

Суббореально-субатлантический рубеж (**SB/SA**) прослеживается по некоторому усилению роли кустарниковой растительности, свидетельствующему о похолодании, произошедшем около 2500 лет назад. Реконструируемые температуры июля были выше современных на 1 °С, года — на 1.5 °С, января — на 2 °С, осадков выпадало меньше на 50 мм. Растительный покров Центральной Якутии в **субатлантическом** периоде (**SA**) не отличался от современного, основную массу лесов составляли лиственничные и березовые, а на песчаных почвах — сосновые леса. В поймах рек, как и в настоящее время, встречались чистые еловые или смешанные леса. Значительное участие в растительности принимали ерники из березки тощей. В периоды похолодания происходило усиление кустарниковой растительности, а в потепления роль кустарниковых ценозов снижалась. Наиболее значительным было потепление около 1000 лет назад в так называемый **малый климатический оптимум голоцена**. В это время наблюдается некоторое усиление роли еловых древостоев. Средние температуры могли быть выше современных на 0.5—1 °С, осадков выпадало на 25 мм больше, чем сейчас.

До этого потепления климатические реконструкции выявляют еще 3 потепления со средними температурами на 0.5 °С выше современных и осадками на 25 мм больше, чем в настоящее время. Первое из этих потеплений произошло, судя по имеющимся радиоуглеродным датировкам (2110 ± 70 лет назад (ГИН-4500) из оз.

Богуда, 2100 ± 100 лет назад (ГИН-5145) и 2170 ± 70 лет назад (ГИН-5144) из оз. Мадьагара, 2180 ± 100 лет назад (ГИН-4490) по скважине I из оз. Улахан Чабада), около 2100—2200 лет назад. Дата 1610 ± 70 лет назад (ГИН-5142) из оз. Мадьагара позволяет отнести третье потепление к 1600—1700 лет назад. В разделяющие эти потепления похолодания средние температуры были ниже современных на 1 °С, количество осадков было близко современному или немного ниже.

Около 1500 лет назад фиксируется значительное похолодание, в которое средние температуры июля меньше современных примерно на 1 °С, года — на 1.5 °С, января — на 2 °С. Осадков выпадало примерно на 50 мм меньше, чем сейчас. В похолодание, наступившее после малого климатического оптимума голоцена, средние температуры июля были ниже современных на 1 °С, года и января — близки к современным, осадков выпадало примерно на 50 мм меньше, чем в настоящее время.

Амплитуды климатических показателей, полученные для периодов голоцена в Центральной Якутии, близки к климатическим показателям, полученным в южных и северных регионах Якутии (Андреев и др., 1992; Андреев, Климанов, 2000; Andreev et al., 2001).

Заключение

Согласно палинологическим и радиоуглеродным данным, на территории Центральной Якутии в позднеледниковое время господствовали полынно-злаково-разнотравные сообщества, остепненные березовые и лиственничные леса (колки), заросли ерников из берез тощей и кустарниковой.

С переходом к предбореальному времени, после 10 000 лет назад, доминирующим типом растительности стали лиственничные леса с большим участием березы. Степные ценозы в разных районах Центральной Якутии исчезали из растительности постепенно: в окр. оз. Хомустах — около 9800 лет назад, в окр. оз. Богуда — в начале атлантического периода, а в окр. оз. Краденого — около 6000 лет назад. Таким образом, облесение остепненных участков в Центральной Якутии было длительным процессом, растянутым во времени и пространстве. Прослеживается тенденция более длительного сохранения степных ландшафтов в юго-восточном направлении. И в настоящее время наиболее обширные степные участки существуют на Лено-Амгинском междуречье.

Максимальное развитие еловых лесов было в последнюю треть атлантического периода, хотя и в середине бореального периода отмечается усиление роли ели в древостоях. Для существования ельников также были особенно благоприятны: середина суббореального периода и малый климатический оптимум голоцена. Чистые еловые древостои могли существовать (как и в настоящее время) только в поймах рек.

Значительные массивы сосновых лесов в Центральной Якутии появляются около 6000 лет назад. Хотя в отдельные периоды (бореальный термический максимум, конец первой трети атлантического периода) сосна, вероятно, принимала определенное участие в формировании древостоев.

Ерниковые сообщества из кустарниковых видов берез, игравшие большую роль в растительности Центральной Якутии в позднеледниковое и отчасти в предбореальное время, позднее значительно сократили свои площади, несколько увеличивая их при похолоданиях климата.

Осредненные палеоклиматические кривые, полученные на основе палинологических данных, отражают колебания климата от аллереда до настоящего времени. До климатического оптимума голоцена (4500—6000 лет назад) прослеживается ритмично направленное потепление. После оптимума отмечаются неоднократные изменения климата, общую тенденцию в изменении температур подметить трудно, но в отношении осадков можно сказать, что вторая половина голоцена была более влажной.

Внутри всех подразделений голоцена и в позднем дриасе наблюдаются неоднократные изменения климата. Амплитуды изменения среднегодовых температур больше, чем у средних температур июля, что может быть связано с еще большей амплитудой изменения зимних температур. Почти на всем протяжении голоцена в периоды потепления происходило увеличение осадков, а в похолодания — их уменьшение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев А. А., Климанов В. А. История растительности и климата Центральной Якутии в голоцене и позднеледниковье // Формирование рельефа, коррелятных отложений и россыпей Северо-Востока СССР. Магадан, 1989. С. 28—51.

Андреев А. А., Климанов В. А. Изменение растительности и климата междуречья рек Унгра и Якокит (Южная Якутия) в голоцене // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 334—351.

Андреев А. А., Климанов В. А. Растительность и климат низовьев Яны в голоцене // Изв. АН. Сер. географическая. 2000. № 1. С. 88—93.

Андреев А. А., Климанов В. А., Сулержицкий Л. Д. История растительности и климата Центральной Якутии за последние 11 000 лет // Геохронология четвертичного периода. М., 1992. С. 112—117.

Андреев А. А., Климанов В. А., Сулержицкий Л. Д., Хотинский Н. А. Хронология ландшафтно-климатических изменений Центральной Якутии в голоцене // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М., 1989. С. 116—121.

Величко А. А. Природные процессы в плейстоцене. М., 1973. 256 с.

Герасимов И. П. Современные пережитки позднеледниковых явлений вблизи самой холодной области мира // Изв. АН СССР. Сер. географическая. 1952. № 5. С. 16—21.

Гитерман Р. Е. Этапы развития четвертичной растительности Якутии и их значение для стратиграфии // Тр. ГИН АН СССР. 1963. Т. 78. 192 с.

Караваев М. Н. Основные моменты развития растительного покрова Центральной Якутии с середины третичного периода // Докл. на 1-й Научной сессии Якутской базы АН СССР. Якутск, 1948. С. 151—163.

Климанов В. А. К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого // Вестн. МГУ. Сер. географическая. 1976. № 2. С. 92—98.

Климанов В. А. Связь субфоссильных спорово-пыльцевых спектров с современными климатическими условиями // Изв. АН СССР. Сер. географическая. 1981. № 5. С. 101—114.

Климанов В. А., Шофман И. Л. О климатических изменениях верхнего плейстоцена и голоцена Западной Якутии // Современное осадконакопление и четвертичный морфолитогенез Дальнего Востока. Владивосток, 1982. С. 38—47.

Мочанов Ю. А., Саввинова Г. М. Природная среда обитания человека в эпоху камня и ранних металлов Якутии (по материалам археологических памятников) // Новое в археологии Якутии. Якутск, 1980. С. 14—27.

Томская А. И. Палинология голоцена Якутии // Палинологические материалы к стратиграфии осадочных отложений Якутии. Якутск, 1975. С. 73—97.

Томская А. И. Палинология кайнозоя Якутии. Новосибирск, 1981. 221 с.

Томская А. И. Климат позднеледниковья и голоцена Якутии (по палинологическим данным) // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М., 1989. С. 109—116.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.

Andreev A. A., Klimanov V. A. Quantitative Holocene climatic reconstruction from Arctic Russia // Journ. of Palaeolimnology. 2000. Vol. 24. N 1. P. 81—91.

Andreev A. A., Klimanov V. A., Sulerzhitsky L. D. Younger Dryas pollen records from central and southern Yakutia // Quaternary International. 1997. N 41/42. P. 111—117.

Andreev A. A., Klimanov V. A., Sulerzhitsky L. D. Vegetation and climate history of the Yana River lowland during the last 6400 yr // Quaternary Science Reviews. 2001. N 20. P. 259—266.

Velichko A. A., Andreev A. A., Klimanov V. A. Climate and vegetation dynamics in the tundra and forest zone during the Late Glacial and Holocene // Quaternary International. 1997. N 41/42. P. 111—117.

SUMMARY

New palynological and radiocarbon data from Central Yakutia lake sediments have significantly completed vegetation and climate history of the region during the Late Glacial and Holocene. *Artemisia*-grass-herbs communities dominated the vegetation during the Allerod and Younger Dryas. Larch and birch forests dominated since Late Pleistocene/Holocene transition during Preboreal and Boreal periods. Pine forest appeared in Central Yakutia ca 6000 yr. BP. Detailed climate oscillations were reconstructed from the pollen records. The coldest time was during the Younger Dryas. The climate optimum of the Holocene was during the Atlantic period, 4500—6000 years ago.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.475

© Л. В. Орлова

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР СЕМЕЙСТВА *PINACEAE* КАВКАЗА

L. V. ORLOVA. TAXONOMICAL REVIEW OF THE FAMILY *PINACEAE* IN THE CAUCASUS

Ботанический институт им В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: orlova@herb.bin.ras.spb.ru

Поступила 22.05.2001

Дан таксономический обзор 3 родов и 6 видов сем. *Pinaceae*, естественно произрастающих на Кавказе.

Ключевые слова: таксономия, обзор, *Pinaceae*, Кавказ.

Приводится конспект хвойных (*Pinaceae*) Кавказа, включающий 6 видов, принадлежащих к 3 родам. Исследование основано на изучении коллекций Гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), С.-Петербургского государственного университета (СПбГУ) (LECB), С.-Петербургской государственной лесотехнической академии им. С. М. Кирова (ЛТА) (KFTA) и литературных данных.

В данной работе за основу была принята современная система A. Farjon (1984) рода *Pinus* L., разработанная на основе совокупности морфологических, филогенетических, палеоботанических и других данных.

Как показала проведенная нами ревизия дикорастущих и интродуцированных видов рода *Pinus* L. России, к числу важных для систематики сосен относятся следующие признаки вегетативных и репродуктивных органов: форма, размеры, окраска верхушечных почек и их чешуй, наличие или отсутствие по краям чешуй бахромок; размеры влагалищ брахибластов; цвет, консистенция и степень скученности чешуевидных листьев на оси брахибласта, количество и форма бахромок по краям чешуевидных листьев; морфология профиллов (парных супротивных килеватых чешуй у основания брахибластов); толщина, окраска, характер поверхности молодых и более старых побегов; размеры и морфологические особенности хвоинок (степень зубчатости по краям, наличие киля, форма верхушки); размеры и морфологические особенности микростробилов и кроющих чешуй; размеры и форма зрелых шишек и апофизов семенных чешуй.

Для более точного определения зубчатости хвоинок и скученности брахибластов на молодом побеге у сосен нами введено 2 новых понятия — степень зубчатости краев хвоинок и степень скученности брахибластов. Степень зубчатости определяется количеством зубцов по одному краю хвоинки на 1 см длины. Можно выделить 4 типа хвоинок по степени зубчатости: редкозубчатый (10—25 зубцов), среднезубчатый (25—40), частозубчатый (40—55) и густозубчатый (более 55). Степень скученности брахибластов определяется по количеству брахибластов на 1 см однолетнего побега. На наш взгляд, удобнее всего производить подсчет количества брахибластов по их следам после опадения в нижней части годичного побега. Подсчет брахибластов можно проводить и по остающимся основаниям кроющих чешуй (Орлова, 1998, 2000 а—в, 2001а—в).

Результаты обработки хвойных представлены в соответствии с требованиями, предъявляемыми к авторам «Конспекта флоры Кавказа». Географическое распространение видов приводится в соответствии с районированием, изложенным в работе Ю. Л. Меницкого (1991).

1. Имеются и удлиненные (ауксибласты), и укороченные (брахибласты) побеги; последние несут по 2—5 (8) хвоинок в пучке . . . . 3. ***Pinus.***
+ Имеются только удлиненные побеги; все хвоинки одиночные . . . . 2.
2. Хвоинки плоские, снизу с 2 светлыми полосками. Зрелые семенные шишки прямостоячие, по созревании рассыпающиеся на отдельные чешуи . . . . 1. ***Abies.***
+ Хвоинки 4-гранные, в сечении ромбические или плоские, с 2 килями на верхней и нижней сторонах. Зрелые семенные шишки, обращенные вниз, опадают не рассыпаясь . . . . 2. ***Picea.***

Abies Mill.

1754, Gard. Dict., Abridg., ed. 4, 1 : 11.

Лектотип (Britton, Brown, 1913 : 63): *Pinus picea* L., *Abies picea* (L.) Lindley

Abies nordmanniana (Stev.) Spach, 1842, Hist. Nat. Veg. Phan. 11 : 418; Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 703; Альбов, 1895, Тр. Тифл. Бот. сада, 1 : 266, cum auct. Stev.; Липский, 1899, Фл. Кавк. : 497; Медв. 1919, Дер. и куст. Кавк., изд. 3 : 396; Фомин, 1928, Голонас. Кавк. та Криму: 17; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 27; Ком. 1934, Фл. СССР, 1 : 136; Колак., 1938, Фл. Абхаз. 1 : 50; Гроссг., 1939, Фл. Кавк. изд. 2, 1 : 57; Сосн., 1941, Фл. Груз. 1 : 55; Васильев, 1949, Дер. и куст. СССР, 1 : 95; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк. : 38; Махатадзе, 1959, Дендр. Кавк. 1 : 49; А. Дмитр., 1960, Опред. раст. Аджар. : 27; Chater, 1964, Fl. Europ. 1 : 30; Маценко, 1964, Фл. и сист. высш. раст. (Пихты вост. полушар.) 13, сер. 1 : 49; Coode et Cullen, 1965, Fl. Turkey, 1 : 68; Маценко, 1968, Нов. сист. высш. раст.: 10; Nitzelius, 1969, Rev. firs Mediterran.: 169; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 23; Кут. 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1 : 119; Бобр., 1978, Лесообр. хвойн. СССР: 20; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 40; Колак., 1980, Фл. Абхаз. изд. 2, 1 : 53; Greuter et al., 1984, Med-Checklist, 1 : 30; Farjon, K. D. Rushforth, 1989, Notes RBG Edinb. 46(1): 68; Farjon, 1990, Pinaceae: 25; Chater, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 38; Farjon, 1998, World Cheklist and bibliogr. Conif.: 115; Christensen, 2000, Fl. Nordica, 1 : 94. — *Pinus nordmanniana* Stev., 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11 : 45, tab. 2. — *P. leioclada* Stev., 1838, l. c., 11 : 44. — *Picea nordmanniana* (Stev.) Loud., 1842, Encycl. Trees Shrubs: 1042. — *P. abies* Du Roi var. *leioclada* (Stev.) Endl., 1847, Syn. Conif.: 96. — *P. picea* L. var. *leioclada* (Stev.) Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 669. — *Abies picea* var. *leioclada* Lindl. et Gord., 1850, Journ. Hort. Soc. 5 : 210. — *Abies pectinata* (Lam.) Lam. et DC. var. *leioclada* (Stev.) Carr. 1855, Traité Gén. Conif.: 207. — *Pinus abies* var. *nordmanniana* (Stev.) F. Muell., 1871, Ann. Rep. Victoria Accl. Soc. 1870—71 (Princip. Timber Trees 8) : 36. — *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach var. *leioclada* (Stev.) C. Koch ex Czeczott, 1939, Feddes Repert., Beih. 107, 2 : 257.

Описан из Аджарии у р. Натанеби против истока Коблиани (притока Куры) («In jugo Adshariensi Gurieli imminente versus fontes Cyri ad rivum Natanebi alt. 6000 pedum detexit Clar. Nordmann. In declivitate meridionali montium inter Cartaliniam et Achalziche sitorum circa Azchur usque ad regionem alpinam sporadice inter Abietem orientalem observavit D. Wittmann hortulanus nunc Odessae degens, qui specimina communicavit adjecta schedula ubi sequentia: „Arbor adhuc speciosior praecedente (*P. argentea* infra)..."»). Лектотип (Farjon, 1993 : 115): «the Caucasus, Georgia, Kur River, Nordmann» (H, herb. Steven, «holotype»). Синтипы: «Adsharia versus fontes Cyri ad rivum Natanebi alt. 6000 pedum. Nordmann», «Adsharia. Nordmann», «Caucasus. Adsharia. Nordmann» (LE! syn).

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: Малк.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЗП; ЦК: В.-Тер. (Попов, 1982 : 509); ЗЗ: Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1939 : 57); ЦЗ: Триал.-Карт. (Абуладзе, Мирзашвили, 1967 : 4).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Примечание. Хотя гербарный образец, хранящийся в Гербарии Хельсинского Университета (H), приводится A. Farjon (1993) как голотип («holotype») *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, согласно правилам МКБН, его можно считать лектотипом этого вида.

Восточная граница распространения вида, согласно С. Я. Медведеву (1919) проходит «по Малому Кавказу — неподалеку от урочища Манглиси (у истоков р. Алгетки)», т. е. через 44°20′14″ (в пределах Тетрицкаройского административного р-на, к северо-западу от курорта Манглиси, в бассейне 2 основных притоков р. Алгети). Э. П. Абуладзе и В. И. Мирзашвили (1967) указывают еще одно, более восточное местонахождение пихты Нордмана (ими найден один экземпляр) — окр. с. Беврети на Триалетском хр., которое располагается в Тбилисском административном р-не, на территории Тбилисского опытно-показательного лесхоза, ограничивается бассейном верхнего течения р. Дигмисцкали по прямой линии в 20 км к востоку от верховьев р. Алгети и проходит через долготу 44°35′10″. По данным К. П. Попова (1982), пихта Нордмана спорадически встречается также в Северной Осетии — недалеко от Цейского ледника (правый берег р. Цейдон, 1900 м над ур. м.), а также в Кассарском ущелье (бассейн р. Ардон), на гребне между урочищами «Цилца» и «Сидан».

Picea A. Dietr.

1824, Fl. Gegend. Berlin, 2 : 794.

Лектотип (Britton, Brown, 1913 : 60): *P. abies* (L.) Karst. (= *Pinus abies* L.).

Picea orientalis (L.) Link, 1847, Linnaea, 20 : 294; Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 700; Альбов, 1895, Матер. Фл. Кавк.: 266, cum auct. Carr.; Липский, 1899, Фл. Кавк.: 496; Медв., 1905, Дер. и куст. Кавк. 2, 1 : 18; Фомин, 1928, Голонас. Кавк. та Криму: 14; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 27; Ком. 1934, Фл. СССР, 1 : 147; Lacassagne, 1934, Trav. Laborat. Forest. Toulouse, 3, 1 : 194; Колак., 1938, Фл. Абхаз. 1 : 53; Гроссг., 1939, Фл. Кавк. изд. 2, 1 : 57; Сосн., 1941, Фл. Груз. 1 : 56; Васильев, 1949, Дер. и куст. СССР, 1 : 146; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 38; Долух. и Схирели, 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 88; А. Дмитр. 1960, Опред. раст. Аджар.: 26; Колак., 1961, Растит. мир Колх.: 147; Coode et Cullen, 1965, Fl. Turkey, 1 : 71; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 24; Бобр. 1970, Нов. сист. высш. раст. 7 : 29; Кут. 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1 : 121; Бобр., 1978, Лесообр. хвойн. СССР: 58; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 40; Колак., 1980, Фл. Абхаз. изд. 2, 1 : 54; Greuter et al., 1984, Med-Checklist, 1 : 32; Farjon, 1990, Pinaceae: 271; J. A. Franco, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 39; Farjon, 1998, World Checklist and bibliogr. Conif.: 154; Christensen, 2000, Fl. nordica, 1 : 99. — *Pinus orientalis* L. 1763, Sp. Pl. ed. 2, 2 : 1421. — *Abies orientalis* (L.) Poir. in Lam. 1804, Encycl. 6 : 518. — *Picea wittmanniana* Carr. 1855, Traité Gén. Conif.: 260. — *Picea wittmanniana* Fisch. ex Gord. 1875, Pinet. ed. 2 : 15.

Описан с Востока: «Habitat in Oriente».

ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп.-Теб.; ЗЗ: Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЗК: Бело-Лаб. (Гроссгейм, 1939 : 57; Косенко, 1970 : 24); ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион., Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1939 : 57); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Метревели, 1984 : 172).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Примечание. Е. Г. Бобров (1970) указал, что этот вид был описан по материалам Турнефора из района Трапезунда, что однако не совсем точно. К. Линней, автор вида, в протологе ссылается на работу J. P. Tournefort (1703) «Corollarium Institutionum Rei Herbariae». Последний не приводит конкретных мест сбора и распространения этого растения, из предисловия к этой работе ясно только, что образцы эти были собраны L. Magnus в мае 1703 г. в одном (или разных) из многочисленных приводимых автором пунктов Кавказа (в Грузии, Армении и др.) или Турции (Трапезунд).

Согласно данным В. З. Гулисашвили (1941), крайними восточными пунктами распространения ели в Грузии являются на Главном Кавказском хр. сел. Хевша, Архвети, Ципорисхеви и некоторые др., а на Малом Кавказе — сел. Манглиси, Приюти, Беврети, Бетания и др. П. А. Метревели (1984) указывает еще более восточные местонахождения — отдельные дериваты еловых лесов у населенных пунктов Цинамхари, Цухцеаури и Кацалхеви (ущелье Пшавской Арагви, Чаргали).

3. ***Pinus*** L.

1753, Sp. Pl.: 1000, p.p.; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 434, p.p.

Лектотип (Britton, Brown, 1913 : 56): *P. sylvestris* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И ПОДВИДОВ РОДА *PINUS* L. ФЛОРЫ КАВКАЗА

1. Хвоинки 4—7 см дл. Зрелые шишки 2—7 см дл., 2—3.5 см толщ., апофизы семенных чешуй с острым верхним краем . . . . *P.* aggr. ***kochiana*** 2.

+ Хвоинки более 7 см дл. Зрелые шишки 5—10 см дл., 3—5 см толщ., апофизы с закругленным верхним краем . . . . 4.

2. Брахибласты скученные на верхушках молодых побегов (13—14 брахибластов на 1 см побега). Молодые побеги 5—6 мм толщ., короткие; свободные от хвои участки и более старые побеги имеют характерную скульптуру из сближенных бугорков . . . . 4c. ***P. armena.***

+ Брахибласты рыхло расположенные на верхушках побегов (8—10 брахибластов на 1 см побега). Молодые побеги 3—4 мм толщ., более или менее гладкие . . . . 3.

3. Дерево до 15 м выс., реже кустарник. Хвоинки зеленые. Чешуи верхушечных почек почти мутовчато сближенные, узколанцетные, по краям бахромчатые. Апофизы близ основания шишки почти плоские, ближе к ее верхушке — вздутые и крючковидно загнутые к основанию шишки . . . . 4a. ***P. kochiana.***

+ Дерево до 30—35 м выс., с прямым, внизу часто неправильно утолщенным стволом. Хвоинки сизые. Чешуи верхушечных почек менее сближенные, ланцетные, по краям с редкими бахромками или без них. Апофизы пирамидально приподнятые, нижние — иногда крючковидные . 4b. ***P. sosnowskyi.***

4. Хвоинки довольно толстые, жесткие, по краям с 25—35 зубцами на 1 см края. Молодые побеги 5—6 мм толщ., оранжевые, более старые — красновато-коричневые. Апофизы семенных чешуй зрелых шишек с более или менее выраженным остроконечием . . . . 3. ***P. pallasiana.***

+ Хвоинки тонкие и более или менее мягкие, по краям с 30—50 зубцами на 1 см края. Молодые побеги 3—5 мм толщ., красновато-коричневые или фиолетовые с сизоватым налетом. Апофизы без остроконечия . . . . 5.

5. Хвоинки 8—12 см дл., 0.12—0.14 см шир. Киль профиллов брахибластов по краю более или менее цельный или неясно зубчатый. Апофизы семенных чешуй, особенно на наружной стороне шишки, сильно выпуклые, блестящие . . . . 2. ***P. eldarica.***

+ Хвоинки 13—20 см дл., 0.075—0.1 см шир. Киль профиллов брахибластов по краю шиповатый. Апофизы почти плоские или слабо выпуклые . . . . 1. ***P. pityusa.***

Секция 1. ***Pinea*** Endl.

Тип: *P. pinea* L.

Подсекция 1. ***Halepenses*** Burgh.

Тип: *P. halepensis* Mill.

1. ***P. pityusa*** Stev., 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11 : 49, tab. 2; Медв., 1905, Дер. и куст. Кавк. 2, 1 : 14; Фомин, 1914, Вестн. Тифл. бот. сада, 34 : 11; он же, 1928, Голонас. Кавк. та Криму: 31; Колак., 1938, Фл. Абхаз. 1 : 54, «*pithyusa*»; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 60; Сосн. 1941, Фл. Груз. 1 : 58, «*pithyusa*»; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 38, «*pithyusa*»; Малеев, 1949, в Дер. и куст. СССР, 1 : 247, fig. 61, «*pithyusa*»; Гулисашвили и Васильев, 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 148; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 24; Кут., 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1 : 125, «*pithyusa*»; Колак., 1980, Фл. Абхаз. изд. 2, 1 : 56, «*pithyusa*»; Чер., 1981, Сосуд. раст. СССР: 321; Истратова и Карпун, 1994, Итоги и персп. интрод. древ. раст. в России, 2 : 44. — *P. pithyusa* Strangw. ex Gord., 1840, in Loud. Gard. Mag. 16 : 638, nom. invalid.; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 26; Ком., 1934, Фл. СССР, 1 : 171; Долух. и др., 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1 : 125. — *P. abasica* Carr. 1855, Traité Gén. Conif.: 352. — *P. abchasica* Hort. ex Carr., 1855, l.c.: 352. — *P. halepensis* var. *pityusa* (Stev.) Gord., 1858, Pinetum: 166. — *P. colchica* Booth ex Gord., 1858, l.c.: 166, nom. nud. — *P. brutia* var. *caucasica* Lipsky, 1898, Тр. Петерб. бот. сада, 14, 2 : 309; он же, 1899, Фл. Кавк.: 496. — *P. brutia* subsp. *pityusa* (Stev.) Holmboe, 1914, Bergens Mus. Skr. ser. 2, 1, 2 : 29; Gauss. et al., 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 43. — *P. brutia* subsp. *pityusa* (Stev.) Nahal, 1962, Ann. Ecole Natl. Eaux, 19 : 521. — *P. halepensis* subsp. *pityusa* (Stev.) E. Murr. 1983, Kalmia, 13 : 22. — *P. brutia* var. *pityusa* (Stev.) Silba,

1985, Phytologia, 58, 6 : 367; Farjon, 1984, Pines: 47; id. 1998, World Checklist and bibliogr. Conif.: 167. — *P. halepensis* aggr. *brutia* Greuter et al., 1984, Med-Checklist, 1 : 33. — *P. maritima* auct. non Lamb.: Медв., 1883, Дер. и куст. Кавк.: 324, p. p. — *P. halepensis* auct. non Mill.: C. Koch, 1873, Dendrol. 2, 2 : 294; Альбов, 1895, Мат. Фл. Колх.: 266. — *P. brutia* auct. non Ten.: Coode et Cullen, 1965, Fl. Turkey, 1 : 74, p.p., map 74; Бобр., 1978, Лесообр. хвойн. СССР: 134, p.p.

Описан из Западного Закавказья (Абхазия) («In litore Abshasiae circa Pezundan ... Ramulos cum strobilis jam ante plures annos habui ab Exc. Greigh classis rossicae in Ponto Euxino quondam Prafecti; postea communicavit Chirurgus Iljin»). Синтип: «*Pinus*. Pizunda. Iljin 1836» (H!, syn).

СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.

Эндемик (Возможно, завезен первыми греческими поселенцами).

Интродуцирован в Краснодарском крае, р-не Майкопа (дендропарк «Гиагинский»), от Новороссийска до Геленджика и в Дагестане.

Примечание. Согласно нашим исследованиям, наиболее характерными признаками *P. pityusa* Stev., произрастающей от Геленджика до Пицунды, являются крупные (10—17 мм дл., 3.5—4 мм шир.) конические верхушечные почки, с сильно расставленными на оси узколанцетными (почти шиловидными), довольно короткими почечными чешуями, верхушки которых заметно отогнутые и закрученные; серовато-светло-коричневая окраска чешуевидных листьев брахибластов и сероватая или желтоватая окраска бахромок по краям почечных чешуй; довольно тонкие (3—4 мм шир.), красновато-коричневые молодые побеги. У крымской *P. stankewiczii* (Sukacz.) Fomin верхушечные почки менее крупные (7—10 мм дл., 3—3.5 мм шир.), яйцевидно-конические, их чешуи более широкие (ланцетные), сближенные, по краям с белыми бахромками, чешуевидные листья брахибластов светло-золотистые, с белыми бахромками по краям, а молодые побеги более толстые (4—5 мм толщ.), сизовато-фиолетовые. У популяций *P. pityusa*, произрастающей на Черноморском побережье от Анапы до Джанхота, наблюдаются смешанные признаки вегетативных органов: чешуевидные листья брахибластов у сосен этих популяций как у экземпляров, произрастающих от Геленджика до Пицунды (серовато-коричневые), а цвет бахромок по их краям (белый), морфология верхушечных почек и цвет молодых побегов (сизовато-фиолетовый), как у крымской *P. stankewiczii*. Морфологические отличия популяций сосны пицундской, растущих от Анапы до Джанхота, от популяций, растущих к югу от Геленджика, отмечались также в работах других авторов (Колесников, 1963; Подгорный, 1973; Истратова, Карпун, 1994) и связывались с приспособлением к несколько иным климатическим условиям, близким к южнокрымским. Мы считаем, что эти популяции являются, скорее, гибридными между *P. stankewiczii* и *P. pityusa*.

2. ***P. eldarica*** Medw., 1902, Тр. Тифл. бот. сада, 6, 2 : 21, cum icon.; он же, 1905, Дер. и куст. Кавк. 1, 2 : 12; Фомин, 1914, Вестн. Тифл. бот. сада, 34 : 9; он же, 1928, Голонас. Кавк. та Криму: 32; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 26; Grossh., 1934, Azerb. Fl. 1 : 43; Ком., 1934, Фл. СССР, 1 : 172; Гроссг., 1939, Фл. Кавк. изд. 2, 1 : 61; Сосн. 1941, Фл. Груз. 1 : 58; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк: 38; Малеев, 1949, Дер. и куст. СССР, 1 : 248; Прилипко, 1950, Фл. Азерб. 1 : 60, tab. 12; Гулисашвили и Васильев, 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 152; H. Riedl in Rech. fil. 1965, Fl. Iran. Lfg. 14 : 8; Кут. 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1 : 331; Чер., 1973, Сосуд. раст. СССР: 369. — *P. halepensis* var. *eldarica* (Medw.) Beissn., 1930, Nadelholzk. Aufl. 3 : 392. — *P. brutia* subsp. *eldarica* (Medw.) Nahal, 1962, Ann. Ecole Natl. Eaux, 19 : 521. — *P. brutia* var. *eldarica* (Medw.) Silba, 1985, Phytologia, 58, 6 : 367; Farjon, 1998, World Checklist and bibliogr. Conif.: 166. — *P. maritima* auct. non Lamb.: Медв. 1883, цит. соч.: 324, p.p. — *P. brutia* auct. non Ten.: Бобр. 1978, Лесообр. хв. СССР: 134, p.p.

Описан из Восточного Закавказья («Habitat in Transcaucasia centrali prope desertum Eldar in declivitatibus Eilar-oougi ripae dextrae flum. Jorae»). Лектотип (Riedl, 1965 : 8): «Transcaucasia prope desertum Eldar in declivitatibus Eilar-oughi ripae dextrae flum. Jorae», [L. F. Mlokocevichi] (ubi? «typus»). Синтипы: «Тифлисская губ. Гора Эйляр-оуги на Эльдарской степи по р. Иоре. 1500′ Я. Медведев s.n. 25 IV 1900» [2 экз.] (LE, syn); «г. Эйляр-Оуги близ пустыни Эльдар, VII, 1901» (TGM, syn) (Лачашвили, 1970).

ВЗ: Иорск.-Шек.

Эндемик.

Юго-зап. Азия (?Афганистан, ?Иран).

Интродуцирован на Черноморском побережье Кавказа, в Дагестане и Азербайджане.

Примечание. A. Farjon (1993 : 132) приводит в качестве лектотипа этого вида рисунок *P. eldarica* (Медведев, 1902) («illustration in Trudy Tiflissk. Bot. Sada 6 (2) : 21 (1903)»), однако это неверно, поскольку лектотип уже был выбран ранее H. Riedl (1965).

Секция 2. *Nigria* E. Murr.

Тип: *P. nigra* J. F. Arnold.

3. ***P. pallasiana*** D. Don, 1824, in Lamb. Descr. Pinus, ed. 1, 2 : 1, tab. 1; Ком., 1934, Фл. СССР, 1 : 166, cum auct. Lamb.; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 60; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 38, cum auct. Lamb.; Малеев, 1949, Дер. и куст. СССР, 1 : 264, fig. 67, 6; Кондр. 1960, Дикораст. хвойн. Укр.: 46, рис. 18, 19, 23; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 24; Бобр., 1974, Фл. Европ. части СССР, 1 : 110, табл. 7, рис. 6; он же, 1978, Лесообр. хвойн. СССР: 131, рис. 16 — *P. laricio* var. *taurica* Loud. 1838, Arbor. Frutic. Brit. 4 : 2202, pro syn. — *P. laricio* var. *caramanica* Loud., 1838, l.c. 4 : 2201. — *P. laricio* var. *pallasiana* (D. Don) Loud., 1838, l.c. 4 : 2202. — *P. taurica* (Loud.) Steud. 1840, Nomencl. Bot., ed. 2, 2 : 339. — *P. pontica* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 297. — *P. laricio* subsp. *pallasiana* (D. Don) K. Richt. 1890, Pl. Europ. 1 : 3. — *P. nigra* var. *pallasiana* (D. Don) Aschers. et Graebn., 1896, Syn. Mitteleur. Fl. 1 : 214. — *P. nigra* subsp. *pallasiana* (D. Don) Holmboe, 1914, Bergens Mus. Skr., ser. 2, 1, 2 : 29; Gauss. et al., 1964, Fl. Europ. 1 : 34; iid. 1993, l.c., ed. 2, 1 : 42; Coode et Cullen, 1965, Fl. Turkey, 1 : 74, map 8; Greuter et al. 1984, Med-Checklist, 1 : 34; Farjon, 1998, World Checklist and bibliogr. Conif.: 188. — *P. nigra* var. *caramanica* (Loud.) Rehder, 1927, Man. Cult. Trees: 61. — *P. nigra* var. *yaltirikiana* C. U. Alptekin, 1987, Istanbul Univ. Orman. Fak. Dergisi, ser. A, 36, 2 : 147. — *P. nigra* var. *columnaris-pendula* Boydak, 1991, Istanbul Univ. Orman Fak. Dergisi, ser. A, 39, 1 : 122, nom. invalid, Art. 37.1. — *P. nigra* auct. non J. F. Arnold: Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 26. — *P. laricio* auct. non Poir.: Tchih. 1860, As. Min. 2 : 497; Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 696; Липский, 1899, Фл. Кавк.: 496.

Описан из Крыма («in Tauria Chersonensi regionibus occidentalibus jugi montium excelsiorum ad Maris Nigri littora usque Yalta et Alushta. Pallas, Marschall a Bieberstein»). Синтип: «*Pinus laricio*. Ex Tauria meridionalis, a. 1804 [M. Bieberstein]» (LE! syn).

СЗЗ: Пшад.-Джубг. (окр. пос. Архипо-Осиповка).

Юго-Вост. Европа (Балканы, Крым и южн. Карпаты), Юго-зап. Азия (зап. Сирия и Кипр).

Интродуцирован в России довольно широко от Центрального Черноземья до Черноморского побережья Кавказа.

Примечание. Вид, близкий южноевропейско-средиземноморскому *P. nigra* J. F. Arnold. Отличается от *P. nigra* более тонкими, 5—6 мм толщ. (а не 7—10 мм толщ.) молодыми побегами и красновато-коричневой (а не темно-серокоричневой) окраской более старых побегов, более редкозубчатыми, 25—35 зубцов на 1 см края (а не 30—40 зубцов на 1 см края) по краям хвоинками, более крупными, 1.8—2.5 см дл. (а не 1.5—1.7 см дл.) влагалищами брахибластов, чешуевидные листья которых (по крайней мере нижние) имеют более интенсивную рыжевато-золотистую окраску (в отличие от светло-желтой окраски чешуевидных листьев *P. nigra*); менее выступающим наружу (на 0.5 мм) в нижней части килем профиллов (у *P. nigra* киль сильно (на 1 мм) выступающий); менее крупными, 1.3—1.5 см дл. (а не 1.5—2 см дл.), длиннояйцевидными (а не длинноэллипсоидальными) микростробилами, более светло-окрашенными (а не темно-коричневыми) микроспорофиллами, надсвязник которых менее широкий, 1—1.2 мм шир. (а не 1.6—1.8 мм шир.), а также яйцевидно-коническими (а не яйцевидными) зрелыми шишками, апофизы которых буровато-охристые, с широкозакругленным верхним краем (а не серовато-бурые, по верхнему краю закругленные).

Секция 4. *Pinus*

Тип: лектотип рода

Подсекция 1. *Pinus*.

4. *P.* aggr. *kochiana* Klotzsch.

4a. ***P. kochiana*** Klotzsch, 1849, in C. Koch, Linnaea, 22 : 296; Tchih., 1860, As. Min. 2 : 497; C. Koch, 1873, Dendrol. 2, 2 : 280; Ком., 1934, Фл. СССР, 1 : 170; Гроссг., 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 59; Малеев, 1949, Дер. и куст. СССР, 1 : 260; Тахт., 1954, Фл. Арм. 1 : 82, p.p., tab. 26; А. Дмитр. 1959, Опред. раст. Аджар.: 26; Колак., 1961, Растит. мир Колх.: 147; Gauss. et al., 1964, Fl. Europ. 1 : 34; iid. 1993, l. c., ed. 2, 1 : 43; Кут., 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1 : 128; Бобр. 1978, Лесообр. хвойн. СССР: 167, p.p.; Колак. 1980, Фл. Абхаз. изд. 2, 1 : 56, p. p.; Greuter et al., 1984, Med-Checklist, 1 : 35. — *P. sylvestris* subsp. *hamata* var. *kochiana* (Klotzsch) Fomin, 1914, Вест. Тифл. Бот. сада, 34 : 20; Правдин, 1964, Сосна обыкн.: 135. — *P. hamata* var. *kochiana* (Klotzsch) Fomin, 1928, Голонас. Кавк. Криму: 26; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 26; Сосн., 1941, Фл. Груз. 1 : 58. — *P. kochiana* Klotzsch var. *parviflora* (Fomin) Grossh., 1939, Фл. Кавк. изд. 2, 1 : 60. — *P. sylvestris* subsp. *kochiana* (Klotzsch) Eliçin, 1971, Istanbul Univ. Orman Fak. Dergisi, ser. A, 20, 2 : 289. — *P. sylvestris* auct. non L.: Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 694; Медв., 1915, Растит. Кавк.: 565; Coode et Cullen, 1965, Fl. Turkey, 1 : 72.

Описан из Турции («Auf dem Kanly-Dagh ueber den Kurquellen auf Porphyr, c. 7000′ hoch, bei Artahan auf Trachyt, c. 5500′ hoch») [C. Koch] (?OSN).

ЗЗ: Адж.; ВЗ: Мург.-Муровд.

Юго-зап. Азия (сев. Турция).

Примечание. От близкого вида *P. sosnowskyi* отличается цилиндрическими верхушечными почками, чешуи которых узколанцетные и густобахромчатые по краям, большей скученностью брахибластов (11—12 брахибластов на 1 см) на верхушках побегов, более коротким участком (2—3 мм) пленчатых чешуевидных листьев брахибластов, выдающимся из-под более темноокрашенных, а также некоторыми особенностями киля профиллов, закругленного снизу и микроспорофиллов (узко-обратносердцевидных, светло-коричневых с надсвязником эллиптическим, по краю слегка волнистым).

4b. ***P. sosnowskyi*** Nakai, 1939, Indig. Sp. Conif. a. Taxads Kor. a. Manch. 4 (Chôsen Sanrin Kaiho, 167): 33; Гулисашвили и Васильев, 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 136; А. Дмитр., 1959, Опред. раст. Аджар.: 26; Львов, 1960, Опред. раст. Даг.: 60; Кут. 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1 : 125; Чер. 1973, Свод доп. измен. Фл. СССР: 370; Бобр. 1974, Фл. Европ. части СССР, 1 : 110; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 40; Greuter et al., 1984, Med-Checklist, 1 : 35, cum «?». — *P. sylvestris* var. *hamata* Stev., 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11 : 52; Липский, 1899, Фл. Кавк.: 496; Литв. 1905, Спис. раст. Герб. русск. фл. 5: 161, N 1600 a—c; Farjon, 1998, World Checklist and bibliogr. Conif.: 196. — *P. sylvestris* var. *argentea* Stev., 1838, l. c., 11 : 52; Липский, 1899, Фл. Кавк.: 496. — *P. sylvestris* subsp. *hamata* (Stev.) Fomin, 1914, Вестн. Тифл. бот. сада, 34 : 20; Правдин, 1964, Сосна обыкн.: 135. — *P. sylvestris* subsp. *hamata* var. *subalpina* Fomin, 1914, l. c., 34 : 20; Гроссг., 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 59; Правдин, 1964, Сосна обыкн.: 135. — *P. hamata* (Stev.) Sosn. in Grossh. et al., 1925, Фл. Тифл. 1 : 11, non Roezl, 1857; Гроссг., 1928, Фл. Кавказа, 1 : 26; Ком. 1934, Фл. СССР, 1 : 170; Колак. 1938, Фл. Абхаз. 1 : 54; Гроссг., 1939, l. c., изд. 2, 1 : 58; Сосн., 1941, Фл. Груз. 1 : 57; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 38; Прилипко, 1950, Фл. Азербайдж. 1 : 57, tab. 11; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 24, cum auct. Sosn.; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк.: 40. — *P. sylvestris* subf. *hamata* (Stev.) Hayek, 1927, Prodr. Fl. Penins. Balkan. 1 : 41. — *P. hamata* (Stev.) Fom. 1928, Голонас. Кавк. Криму: 19. — *P. hamata* var. *pontica* (C. Koch) Grossh. 1928, l. c.: 26. — *P. hamata* f. *obtusa* (Fom.) Grossh., 1939, l. c.: 59. — *P. hamata* var. *subalpina* (Fom.) Sosn. 1941, l. c.: 57. — *P. zerovii* Kondr. 1960, Дикораст. хвойн. Укр.: 77. — *P. rostellata* Kondr., 1960, l. c.: 85. — *P. sosnowskyi* var. *subalpina* (Fom.) Kuth., 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1 : 126. — *P. sylvestris* auct. non L.: Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 407; C. A. Meyer, 1831, Verzeich. Pflanzen: 41; Tchih., 1860, As. Min. 2 : 497; C. Koch, 1873, Dendrol. 2, 2 : 273; Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 694; Альбов, 1895, Мат. Фл. Колх.: 266; Буш, 1917, Ценн. дер. Кавк. (изд. КЕПС, 16): 5; Медв., 1918, Растит. Кавк.: 565; Coode et Cullen, 1965, Fl. Turkey, 1 : 72, map 7.

Описан из Турции (Лазистан) и Грузии (Аджария) («E prov. Lasistan attulit D. Witmann; eadem in sub-alpinis jugi Adshar observavit Prof. Nordmann»). Синтип: «Ex Herb. Ledeb. Adsharia, Nordmann» (LE! syn). Лектотип (Christensen, 1987): «Lasistan. Wittmann [s.n./s.a.]» (H! 1002536, lecto).

ВП: Тер.-Сул.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В.-Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: В. Сул., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; Ерев.

Указан для ВК: Ассо-Арг. (Гроссгейм, 1939 : 59; Галушко, 1978 : 40); СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1939 : 59), Лори (Степанаванский (близ с.с. Гергер и Гюлакарак) и Алавердский районы Армении) (Гроссгейм, 1939 : 59; Тахтаджян, 1954 : 86); ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур. (Ахалкалакский р-н Грузии), Араг.; ЮЗ: Сев., Ю.-Караб. (Гроссгейм, 1939 : 59; Тахтаджян, 1954 : 86).

Юго-Вост. Европа (Крым и Балканы), Юго-Зап. Азия (сев. и зап. Турция).

Интродуцирован в Дагестане, С.-Петербурге (БИН, ЛТА), Москве (Главный ботанический сад (ГБС), Ботанический сад МГУ), в Центр. Черноземье, на Черноморском побережье Кавказа, в Волгограде (дендрарий ВНИАЛМИ, по: Хижняк, Семенютиной, 1984).

Примечание. Согласно нашим исследованиям, от широко распространенного вида *P. sylvestris* L. этот вид отличается: продолговато-коническими или цилиндрическими (а не яйцевидными) верхушечными почками, чешуи которых сближенные, ланцетные или узколанцетные, с узкопленчатыми краями (а не расставленные на оси, ланцетные или широколанцетные с широкими пленчатыми краями); более крупными (1—1.2 мм дл.) и более узкими (0.7—0.9 мм шир.) микроспорофиллами, по форме обратносердцевидными, сидящими на более длинной ножке (0.4—0.6 мм дл.) и с надсвязником дольчато-зубчатым, волнистым или городчатым по краю (а не 0.8—1 мм дл., 1 мм шир., по форме яйцевидные или округлые, с надсвязником треугольным или эллиптическим и с ножкой 0.2—0.3 мм дл.); продолговато-коническими зрелыми шишками (с наибольшей толщиной шишки в их средней части), при созревании раскрывающимися до самого основания, при этом основание шишки становится уплощенным или даже вогнутым (а не яйцевидно-коническими, с наибольшей шириной у их основания, при созревании раскрывающимися только до половины и с округлым основанием); некоторыми биологическими особенностями (Колаковский, 1980): более ранним сроком созревания микроспорофиллов (в марте—мае) и семенных шишек (в июле—августе).

Согласно И. С. Сафарову (1967), крайним восточным форпостом сосны Коха на Кавказе является небольшая роща в бассейне р. Филизчай (Белоканчай), расположенная на южном склоне Большого Кавказа. Г. А. Алиевым и М. Ю. Халиловым (1975) обнаружено более восточное местонахождение этого вида, располагающееся на расстоянии 60 км на восток от Филизчайской рощи на склоне левого притока р. Курмухчай (Кахский р-н Азербайджана) на урочище «Дзегам-дара».

6. ***P. armena*** C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 297; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 25; Ком. 1934, Фл. СССР, 1 : 171; H. Riedl in Rech. fil. 1965, Fl. Iran. Lfg. 14 : 7; Gauss. et al. 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 43. — *P. montana* var. *caucasica* Medw., 1905, Дер. и куст. Кавк. изд. 2, 1 : 11. — *P. sylvestris* subsp. *armena* (C. Koch) Fomin, 1914, Вестн. Тифл. бот. сада, 34 : 20. — *P. caucasica* Busch, 1917, Ценн. дер. Кавк. (изд. КЕПС, 16): 5. — *P. armena* C. Koch var. *parvifolia* Fomin, 1928, Голонас. Кавк. Криму: 27. — *P. sylvestris* var. *armena* (C. Koch) Beissn. et Fitsch., 1930, Nadelholzk. Aufl. 3 : 417. — *P. hamata* var. *armena* (C. Koch) Pravdin, 1964, Сосна обыкн.: 135. — *P. sylvestris* auct. non L.: Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 694; Coode et Cullen, 1965, Fl. Turkey, 1 : 72. — *P. kochiana* auct. non Klotzsch: Бобр., 1978, Лесообр. хвойн. СССР: 167. — *P. montana* auct. non Duroi: Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 695; Альбов, 1895, Мат. Фл. Колх.: 266; Липский, 1899, Фл. Кавк.: 496.

Описан из сев.-вост. Турции (бывш. Турецкая Армения) («Auf dem Schachjol-Dagh, auf Porphyr und Dolomit, c. 7000′ hoch») [C. Koch] (?OSN).

ЗЗ: Адж.; ЮЗЗ: Джав.-В.-Ахур.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция и сев.-зап. Иран).

Примечание. От *P. kochiana* и *P. sosnowskyi* отличается сильно скученными на верхушках молодых побегов брахибластами, более короткими и более толстыми (5—6 мм толщ.) молодыми побегами, наличием на свободных от хвои участках и на более старых побегах скульптуры из сближенных бугорков.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта А. Л. Тахтаджяна (проект № 02-04-49788).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абуладзе Э. П., Мирзашвили В. И. Об уточнении восточной границы кавказской пихты (*Abies nordmanniana* Spach) на Триалетском хребте // Тр. Тбилисского ин-та леса. М., 1967. Т. 16. С. 3—8.

Алиев Г. А., Халилов М. Ю. Новые данные об ареале и смене сосны (*Pinus hamata* Sosn.) в Азербайджане // Докл. АН Аз ССР. 1975. Т. 31. № 3. С. 78—83.

Бобров Е. Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. Л., 1970. Т. 7. С. 5—40.

Галушко А. И. Pinaceae. Флора Северного Кавказа (Определитель). Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. С. 40.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1939. Изд. 2. Т. 1. 402 с.

Гулисашвили В. З. Ель восточная (*Picea orientalis* Link) у восточной границы своего распространения на Главном Кавказском хребте // Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси, 1941. Вып. 10. С. 20—21.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Тбилиси, 1980. Изд. 2. 202 с.

Косенко И. С. Pinaceae. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. С. 23—24.

Лачашвили И. Я. О соснах Грузии // Заметки по систематике и географии растений (Тбилиси). 1970. Вып. 28. С. 13—20.

Истратова О. Т., Карпун Ю. Н. Род сосна *Pinus* L. // Итоги и перспективы интродукции древесных растений в России. Сочи, 1994. Вып. 2. 136 с.

Колесников А. И. Сосна пицундская и близкие к ней виды. М., 1963. 174 с.

Медведев Я. С. Эльдарская сосна *Pinus eldarica* // Отд. отт. из «Тр. Тифлисского Бот. сада». 1902. Вып. 6, Кн. 2, 2. 4 с.

Медведев Я. С. Деревья и кустарники Кавказа. Тифлис, 1919. 485 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Метревели П. А. К вопросу восстановления ели у восточной границы своего ареала в Грузинской ССР // Охрана природы Грузии. 1984. № 12. С. 172—177.

Орлова Л. В. О диагностических признаках в родах *Larix* и *Pinus* (*Pinaceae*) / Пробл. бот. на рубеже XX—XXI вв. Тез. докл. предст. II (X) Съезду РБО (26—29 мая 1998 г., С.-Петербург). СПб., 1998. С. 160—161.

Орлова Л. В. О диагностических признаках микростробилов и микроспорофиллов у сосен (*Pinus*, *Pinaceae*) // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 8. С. 86—92.

Орлова Л. В. Сосны России (*Pinus* L., *Pinaceae*): систематика и география: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000б. 23 с.

Орлова Л. В. Сосны России (*Pinus* L., *Pinaceae*): систематика и география: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000в. 487 с.

Орлова Л. В. Систематический обзор дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Pinus* L. (*Pinaceae*) флоры России // Новости систематики высших растений. Л., 2001а. Т. 33. С. 7—40.

Орлова Л. В. Система дикорастущих и интродуцированных видов сосен (*Pinus*, *Pinaceae*) России. 1. Подрод *Strobus* // Бот. журн. 2001б. Т. 86. № 4. С. 113—118.

Орлова Л. В. О диагностических признаках вегетативных органов в роде *Pinus* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2001в. Т. 86. № 9. С. 33—44.

Подгорный Ю. К. Географическая изменчивость роста сосны пицундской. Лесоведение. 1973. № 5. С. 40—44.

Попов К. П. К уточнению восточной границы ареала *Picea orientalis* и *Abies nordmanniana* (*Pinaceae*) на Большом Кавказе // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 507—513.

Сафаров И. С. Филизчайская и гейгельская рощи крючковатой сосны // Лесное хозяйство. 1967. № 5. С. 34.

Тахтаджян А. Л. Флора Армении. Ереван, 1954. 289 с.

Хижняк Н. И., Семенютина А. В. Интродукция деревьев и кустарников в Нижнем Поволжье // Интродукция и акклиматизация растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев, 1984. С. 34—43.

Christensen K. I. Taxonomic revision of the *Pinus mugo* complex and *P. × rhaetica* (*P. mugo × sylvestris*) (*Pinaceae*) // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7. N 4. P. 383—408.

Farjon A. Pines. Drawings and descriptions of the genus *Pinus*. Leiden, 1984. 220 p.

Farjon A. Names in current use in the *Pinaceae* (*Gymnospermae*) in the ranks of genus to variety / W. Greuter (ed.), NCU-2. Names in current use in the families *Trichocomaceae*, *Cladoniaceae*, *Pinaceae* and *Lemnaceae* // Regn. Veg. Koenigstein. 1993. T. 128. P. 107—146.

Riedl H. Pinaceae. Flora Iranica // Flora des Iranischen Hochlandes und der Umrahmenden Gebirge. Graz—Austria. 1965. Lfg. 14. 9 c.

Tournefort J. P. Corollarium Institutionum Rei Herbariae, in quo plantae 1356, nunificentia Ludovici Magni in Orientalibus regionibus observatae recensentur, ad genera sua revocantur. Parisiis, ex Typographia Regia, 1703. (6) 54 p.

SUMMARY

The paper presents the taxonomical review of the family *Pinaceae* representatives, native for the Caucasus and belonging to 3 genera and 6 species.

УДК 582 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© **И. А. Савинов**

SARAWAKODENDROIDEAE — НОВОЕ ПОДСЕМЕЙСТВО СЕМЕЙСТВА *CELASTRACEAE*

I. A. SAVINOV. *SARAWAKODENDROIDEAE* — A NEW SUBFAMILY FROM *CELASTRACEAE* FAMILY

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, ул. Ботаническая, 4
Факс (095) 977-91-72
E-mail: dendros@aha.ru
Поступила 01.03.2002

При проведении сравнительно-морфологического исследования репродуктивных и вегетативных органов *Celastraceae* и по результатам кладистического анализа выявлено своеобразие рода *Sarawakodendron*. Производится описание нового подсемейства *Sarawakodendroideae*.

Ключевые слова: *Celastraceae*, *Sarawakodendroideae*.

Монотипный род *Sarawakodendron* Ding Hou (*Celastraceae*) был описан в 1967 г. (Ding Hou, 1967). Автор описания указал, что по структуре цветка он проявляет сходство с *Salacia* L., а по общему габитусу, структуре коры и плода — с *Lophopetalum* Wight ex Arn., *Kokoona* Thwacties, *Polycardia* Juess. Был отмечен и ряд специфических черт, в частности, очередное листорасположение, очень своеобразные пазушные соцветия — производные типичного сложного дихазия, неравночленные тычинки, 3-гнездные локулицидные коробочки с 8 семенами в 2 рядах на каждой створке, причем семена с ариллодием, представляющим комбинацию фуникулярного ариллуса с микропилярным ариллоидом (Ding Hou, 1967). Морфология такого семенного покрова, а именно «волосовидно-раздельного ариллодия», отличает *Sarawakodendron filamentosum* Ding Hou не только от всех других представителей сем. *Celastraceae*, но и от большинства цветковых растений (Меликян, Савинов, 2000). Однако структура изополярных трехбороздных пыльцевых зерен *Sarawakodendron* очень сходна с другими бересклетовыми (Ding Hou, 1969).

Позднее E. J. Corner (1976) было изучено строение перикарпия и семенной кожуры *Sarawakodendron filamentosum.* Им выявлены весьма своеобразные по структуре анатомо-топографические зоны в мезо- и эндокарпии, особенно по расположению в них склереид; приводимый им рисунок анатомического строения спермодермы свидетельствует о большом сходстве с представителями подсемейства *Hippocrateoideae*, в частности, в дифференциации многослойной тесты и тегмена. Однако в семенах видов *Hippocrateoideae* отсутствует эндосперм (как и в трибе *Lophopetaleae*), чего нельзя сказать о *Sarawakodendron* (ориг. данные). Весьма неожиданным стало и обнаружение в эпидерме листа *Sarawakodendron* аномоцитного и циклоцитного устьичных аппаратов, не характерных для сем. *Celastraceae* (Hartog, Baas, 1978).

В последние годы американские исследователи, используя методы кладистического анализа установили, что *Sarawakodendron* вместе с близкими родами *Brassiantha* A. Smith (Новая Гвинея) и *Dicarpellum* (Loes.) A. Smith (Новая Каледония) занимают промежуточное положение между двумя близкородственными группами *Celastraceae* s. str. и *Hippocrateaceae* (Simmons, Hedin, 1999).

На основе литературных данных и проведенного автором исследования структуры репродуктивных органов *Celastraceae* предложено выделить род *Sarawakodendron* в самостоятельное подсемейство в пределах сем. *Celastraceae* R.Br. s.l. Весьма вероятно, что при дальнейшем более тщательном изучении родов *Brassiantha* и *Dicarpellum*, в том числе с привлечением молекулярно-биологических методов, удастся подтвердить их родство с *Sarawakodendron* и соответственно отнести к новому подсемейству.

Celastraceae

Sarawakodendroideae Savinov et Melikian subfam. nov. — Arbor 7—12 m alt. Folia alterna, petiolata. Apparatus stomaticus anomocyticus et cyclocyticus. Inflorescentiae axillares, solitariae, simplices, pauciflorae, ad 2.5 cm longae, bracteis decussatis. Flores hermaphroditi, solitarii, pedicellati. Calyx 5-partitus, lobis imbricatis. Petala 5, imbricata. Discus carnosus, complanatus, leviter 5-angulatus. Stamina 3, antheris extrorsis, transverse dehiscentibus. Ovarium disco semi-immersum, triloculare, ovulis in quoque loculo c. 8, biseriatis, stigmata 3. Capsula trigona, 3-locularis, valvis crassis, 6—8 cm lg., 2—3 cm lt. Semina exotestalia et exotegmalia, anguste ellipsoidea, ad 24 mm lg., 4—5 mm lt., arillo filamentis.

Typus: *Sarawakodendron* Ding Hou.

Деревья 7—12 м выс. Листорасположение очередное. Устьичный аппарат аномоцитный и циклоцитный. Соцветия пазушные, дихазиальные, малоцветковые, до 2.5 см дл., с декуссатными брактеями. Цветки обоеполые, с 5 чашелистиками и 5 лепестками. Нектарный диск хорошо развит, 5-угольный. Андроцей 3-членный. Завязь из 3 гнезд, с 8 семязачатками в каждом гнезде, расположенных в 2 рядах. Плод — 3-гнездная локулицидная коробочка, 6—8 см дл. и 2—3 см шир., с 8 семенами в 2 рядах на каждой створке. Семена экзотестальные и экзотегмальные, с волосовидно-раздельным ариллодием, до 24 мм дл. и 4—5 мм шир., с эндоспермом и крупным зародышем.

Тип: *Sarawakodendron* Ding Hou.

Распространение: Малайзия, о-в Борнео, провинция Саравак, Бунтулу, Ниабау, в лесах промежуточных между «kerangas» и диптерокарповыми типами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Меликян А. П., Савинов И. А. Сем. *Celastraceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. С. 123—135.

Corner E. J. H. The seeds of Dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1—2.

Ding Hou. Sarawakodendron, a new genus of *Celastraceae* // Blumea. 1967. Vol. 15. N 1. P. 139—143.

Ding Hou. Pollen of *Sarawakodendron* (*Celastraceae*) and some related genera, with notes on techniques // Blumea. 1969. Vol. 17. N 1. P. 97—120.

Hartog den R. M., Baas P. Epidermal characters of the *Celastraceae* s.l. // Acta Bot. Neerl. 1978. Vol. 27. N 5/6. P. 355—388.

Simmons M. P., Hedin J. P. Relationships and morphological character change among genera of *Celastraceae* sensu lato (incl. *Hippocrateaceae*) // Ann. Mis. Bot. Gard. 1999. Vol. 86. N 3. P. 723—757.

SUMMARY

The taxonomic position of the genus *Sarawakodendron* in the *Celastraceae* family remains unclear from its very description, although many authors indicated its likeness to *Lophopetaleae* tribe and *Hippocrateoideae* subfamily. This genus bears very specific traits in the structure of vegetative and reproductive organs, therefore it is isolated from the rest of the family *Celastraceae*. The Latin and Russian diagnosises of the new subfamily *Sarawakodendroideae* Savinov et Melikian are given.

УДК 582.893

© Р. В. Камелин,[1] М. Г. Пименов[2]

НОВЫЙ ВИД РОДА *KOSOPOLJANSKIA* (*APIACEAE*)

R. V. KAMELIN, M. G. PIMENOV. NEW SPECIES OF THE GENUS *KOSOPOLJANSKIA* (*APIACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы, Ботанический сад
Поступила 12.03.2002

Описан новый вид рода *Kosopoljanskia* Korovin из Киргизии.
Ключевые слова: *Apiaceae(Umbelliferae), Kosopoljanskia, Средняя Азия.*

В 1985 и 1987 гг. авторы при экспедиционных работах в Алайском хребте (Киргизия) собрали образцы растений из сем. *Apiaceae (Umbelliferae),* которые они посчитали новым видом, но относили в то время хотя и к близким, но разным родам. Описание этой находки, к сожалению, задержалось, и лишь теперь она описывается как новый вид рода *Kosopoljanskia* Korovin.

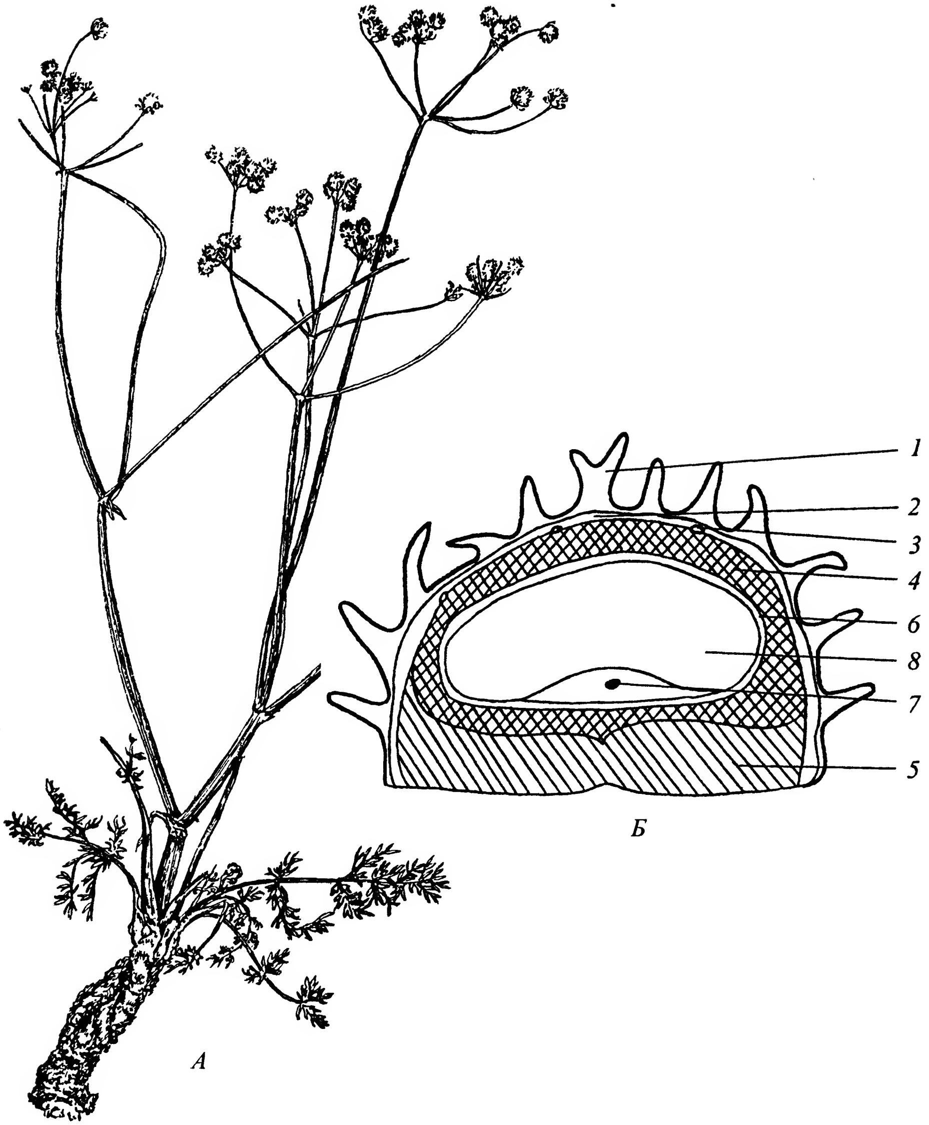
Kosopoljanskia hebecarpa Pimenov et Kamelin sp. nov. — Planta perennis polycarpica ad 30—35 cm alt., radice verticali lignoso incrassato, caudices ob petiolorum reliquias incrassatos evolvente. Caules solitarii vel pauci, transverse secti rotundati, basi eo 5—6 mm in diam., solidi, tenuiter albostriati, glabri, ramis obliquis apice synflorescentiam corymbosam laxam gerentibus. Folia plerumque radicalia, perglabra, vaginis brevibus margine vix membranaceis, petiolis sat brevibus, transverse secti falciformibus, fasciculis conductoriis ad margines distantibus, laminis bipinnatisectis, ad 10 cm lg., ambitu oblongo-obovatis. Lobi primarii remoti, 3—4 jugi, ambitu lanceolati, subsessiles. Lobuli numerosi, apice congesti, subverticillatim dispositi, anguste lanceolati vel bifurcati, acuti vel mucronulati (1.5) 3—4 mm lg. Folia caulina inferiora conformia, superiora diminuta. Umbellae radiis 3—8, elongatis, inaequilongis, 5—13 cm lg., glabris, involucris vulgo nullis. Umbellulae radiolis 5—7 (10), inaequilongis, 6—10 mm lg., involucelli phyllis 5—6, herbaceis, subulatis, sat longis. Flos centralis umbellulae subsessilis, semper fertilis, exteriores partim fertiles, partim masculini. Dentes calycini conspicui, triangulati. Petala alba, apice incurva. Fructus ad 5 mm lg., late ovati, dense papillati, demum in mericarpia dehiscentes, carpophoris usque ad basin bifidis, stylopodiis conicis ad 0.7 mm lg., stylodiis reflexis ad 2 mm lg. Mericarpia dorso ob papillas sat longas pellucidas interdum etiam clavatas vel bifurcatas dense tecta, commissuribus planis, latis, in sectione transversa semicircularia, jugis nullis. Vittae valleculares solitarii — ? bini, indistincti. Mesocarpii stratum internum e cellulis minutis valde lignescentibus compositum (stereom) crassum anulare. Endospermium (albumen) leviter concavum. (Vide fig.).

Typus: Kirghizia, jugum Alaicum, declivum septentrionale, in valle fl. Isfairam-sai, inter locum Dora et ostium rivulum Schibbe, in schistosis lapidosis. 12 VII 1987. M.Pimenov, E.Kljuykov, M.Vassilieva, T. Lavrova. (LE, iso MW).

Affinitas: A specie *Kosopoljanskia turkestanica* Korovin fructibus dense papillatis valde differt. A speciebus nonnullis generis *Schrenkia,* quae fructus papillatos producit, ob mericarpiorum commissuris planis et stylopodiis conicis differt.

Paratypus: Kirghizia, jugum Alaicum, in valle fl. Isfairam-sai, in parte media faucis Band, in rupibus. 06 VI 1985. N 415. R.Kamelin et al. (LE).

Многолетнее поликарпическое растение до 30—35 см выс., с прямым одревесневающим утолщенным корнем, развивающим утолщенные остатками черешков каудексы. Стебли одиночные или немногочисленные, в поперечном сечении округлые, в основании около 5—6 мм в диам., заполненные, тонко-бело-бороздчатые, голые, с косыми ветвями, несущими на верхушке рыхлое зонтиковидное соцветие. Листья



Kosopoljanskia hebecarpa Pimenov et Kamelin sp. nova.

А — общий вид растения; Б — поперечный срез мерикарпия (схема): *1* — эндокарпий с сосочками, *2* — наружный слой мезокарпия, *3* — межреберные канальцы, *4* — кольцо механической ткани мезокарпия (стереом), *5* — специализированная паренхиматическая ткань на спайке, *6* — эндокарпий, *7* — сосудистый пучок, *8* — эндосперм.

большей частью прикорневые, совершенно голые, с короткими влагалищами по краю едва перепончатыми, с черешками довольно короткими, в поперечном сечении серповидными, с сосудистыми пучками, расставленными к краям, с пластинками дважды перисто-рассеченными, до 10 см дл., в очертании продолговато-обратнояйцевидными. Первичные доли расставленные, 3—4 парные, в очертании ланцетные, почти сидячие. Дольки многочисленные, к верхушке скученные и почти мутовчатые, узколанцетные или вильчатые, острые или с насаженным острием, (1.5) 3—4 мм дл. Нижние стеблевые листья подобные, верхние — уменьшенные. Зонтики с 3—8 удлиненными, неравными лучами 5—13 см дл., голыми, обертки обычно отсутствуют. Зонтички с 5—7 (10) неравными лучиками 6—10 мм дл., 5—6 травянистыми, шиловидными и довольно длинными листочками оберточки. Центральный в зонтичке цветок почти сидячий, всегда фертильный, внешние — частью фертильные, частью мужские. Зубцы чашечки заметные, треугольные. Лепестки белые, со внутрь завернутой верхушкой. Плоды до 5 мм дл., щирокоовальные, густо сосочковые, позднее раскрывающиеся на мерикарпии, с карпофором почти до основания раздвоенным, стилоподиями коническими до 0.7 мм дл., столбиками до 2 мм дл., отогнутыми назад. Мерикарпии по спинке густо покрытые довольно длинными прозрачными сосочками, иногда даже булавовидными или вильчатыми, с широкой плоской спайкой, в поперечном сечении полукруглые, без ребер. Канальцы (межреберные) слабозаметные, одиночные или ? в числе 2. Внутренний слой мезокарпа, состоящий из мелких сильно лигнифицированных клеток (стереом) толстый, кольцевидный. Эндосперм слегка вогнутый с комиссуральной стороны. (См. рисунок).

Тип: Киргизия, Алайский хр., северный макросклон, в долине р. Исфайрам-сай, между урочищем Дора и устьем речки Шиббе, на каменисто-щебнистых склонах, 12 VII 1987, М. Пименов, Е.Клюйков, М.Васильева, Т.Лаврова (LE, изотип MW).

Родство: Легко отличается от *Kosopoljanskia turkestanica* Korovin по густо покрытым сосочками плодам. От видов рода *Schrenkia,* некоторые из которых имеют плоды, покрытые сосочками, отличается широкими комиссурами мерикарпиев и коническими стилоподиями. Плоды видов *Schrenkia,* в отличие от описываемого вида, всегда явно двойчатые.

Паратип: Киргизия, Алайский хр., в долине р. Исфайрам-сай, в средней части ущелья Банд, на скалах, 6 VI 1985, № 415, Р.Камелин и др. (LE).

Новый вид отнесен нами к эндемичному горносреднеазиатскому роду *Kosopoljanskia* Korovin по следующим признакам структуры плодов: плод широкояйцевидный, мерикарпии спаяны по большей части длины плода (т.е. плод не двойчатый), спайка (комиссура) плоская, широкая, межреберные канальцы слабо заметные, канальцев на спайке, по-видимому, нет, как нет и полостей на спайке после созревания плода. В то же время, на спайке (кнаружи от стереома) развит особый слой довольно крупных паренхиматических клеток с лигнифицированными оболочками, неясно пористый (он и образует плоскость спайки). В отличие от единственного пока вида *Kosopoljanskia turkestanica* Korovin, у нашего вида плоды густо покрыты довольно длинными сосочками (у типового вида их нет), сколько-нибудь выраженные ребра у нашего вида отсутствуют (у *K. turkestanica* на зрелых плодах они хорошо развиты и снаружи характерно выражены, отделяясь бороздками). Кроме того, у нашего вида хорошо заметны треугольные зубцы чашечки, а у *K. turkestanica* — зубцы чашечки сильно редуцированы (и составляют несколько неровную, чуть волнистую окраину). Тип плода, описанный выше, свойственен и единственному, повидимому, очень редкому, виду эндемичного среднеазиатского рода *Sclerotiaria* Korovin (который был описан впервые как вид рода *Kosopoljanskia*). Но у *S. pentaceras (*Korovin) Korovin — хорошо развиты зубцы чашечки, они крупные, по созреванию плода — грубеющие и отгибающиеся кнаружи, очень хорошо развиты и ребра, но нет никаких сосочков или других выростов экзокарпа. Более того, в отличие от нашего вида и *K. turkestanica,* у *Sclerotiaria* плоды, вероятно, совершенно не вскрываются, пока не опадут на влажную почву. Но кольцо механической ткани у этого вида, как и у нашего, замыкается в одном мерикарпии. У очень близких типовых видов тоже монотипных среднеазиатских родов *Lipskya* Nevski и *Schtschurowskia* Regel et Schmalh. — механическое кольцо замкнуто в пределах двух мерикарпиев, и плоды не вскрываются. Все эти роды принадлежат к одному кругу родства, и сюда же относится еще и довольно многовидовой род *Schrenkia* Fisch. et C.A.Mey. (до 12 видов и ряд гибридогенных форм). Именно в этом роде есть два вида, плоды которых покрыты трихомами (и наиболее близок к новому виду — *Schrenkia ugamica* Korovin), а еще у 3 видов на плодах развиваются щетинистые волоски, или мельчайшие уплощенные волоски, или выражена бородавчатая поверхность плода. У части видов этого рода практически незаметны ребра. Но плоды видов *Schrenkia* большей частью типично двойчатые, спайка у мерикарпиев узкая и, как правило, снабжена двумя полостями (в зрелых плодах — дырчатыми углублениями). Общий ареал видов рода *Schrenkia* — средне-азиатско-джунгарский.

Общие же признаки всей группы, которые проявляются во всех этих родах (и свойственны новому виду), таковы: сложно-перистые листья с расставленными первичными долями (исключение составляют некоторые виды *Schrenkia*); мелкие, нередко почти мутовчато располагающиеся дольки листьев, неравнолучевые зонтики; едва развитые или отсутствующие обертки; как правило, неравнолучевые зонтички, цветки в которых — разнополые, но центральный цветок всегда плодущий; белые лепестки со внутрь завернутой верхушкой; а в плодах хорошо выраженная кольцевая механическая ткань. Эти признаки в разной мере свойственны еще 3 родам зонтичных — *Coriandrum* L., *Bifora* Hoffm., *Fuernrohria* C. Koch, которые вместе со среднеазиатскими родами образуют небольшую традиционную трибу *Coriandreae* W.D.J. Koch. Новые данные, как из области морфологии плода, так и полученные молекулярными методами, показывают, однако, отсутствие близкого родства с *Schrenkia* и ее сателлитными родами из Средней Азии как у группы *Coriandrum—Bifora,* так и у рода *Fuernrohria.*

Из сказанного ясно, что с описанием нового вида мы получаем еще одно свидетельство автохтонного среднеазиатского развития большей части этой трибы. Новый вид связывает друг с другом группу родов с широкими комиссурами и род *Schrenkia.* Описывая новый вид в роде *Kosopoljanskia,* мы подчеркиваем и значительно более полный и глубокий параллелизм морфологических типов поверхности плода в этих группах, чем это представлялось ранее.

SUMMARY

A new species of the genus *Kosopoljanskia* (*Apiaceae*) is described from Kirghizia.

УДК 005 : 576.16 : 582 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© **Н. Н. Цвелёв**

ДВА НОВЫХ ВИДА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

N. N. TZVELEV. TWO NEW SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM THE FAR EAST

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 20.02.2002

Описываются новые для науки виды *Cleistogenes nedoluzhkoi* (*Poaceae*) и *Cotoneaster nedoluzhkoi* (*Rosaceae*) из окр. г. Находка (Приморский край Дальнего Востока России).

Ключевые слова: Дальний Восток, новые виды, *Cleistogenes*, *Cotoneaster.*

В 1989 г. мы вместе с ботаниками Владивостокского ботанического сада В. А. Недолужко и В. Н. Стародубцевым посетили окрестности г. Находка на юге Приморского края, оказавшиеся очень интересными во флористическом отношении. В частности, здесь были собраны нами 2 новых для науки вида, которые мы называем в память выдающегося российского ботаника, дендролога, директора Ботанического сада-института ДВО РАН, организатора поездки в Находку — В. А. Недолужко (1953—2001).

Cleistogenes nedoluzhkoi Tzvel. sp. nov. (*Poaceae*). — Planta caespitosa, 50—100 cm alta, basi surculis numerosis, valde abbreviatis, sed foliorum laminas deminutas gerentibus. Foliorum laminae lanceolato-lineares, 4—10 mm lt., sat numerosae, basi vulgo sine pilis longioribus. Paniculae parvae, laxae; lemmata spicularum cleistogamarum (intra vaginas foliorum superiorum positam) 4—5 mm lg., longe aristata, arista 7—10 mm lg.; lemmata spicularum hasmogamarum 6—7 mm lg., prope basin sparse et adpresse pilosa, apice arista 6—10 mm lg. gerentia. Spicularam hasmogamarum gluma inferior 1.2—1.6 mm lg., gluma superior 1.5—2 mm lg.

Typus: Rossia, prov. Primorskje, in viciniis opp. Nachodka, in littore arenosa sinus Nachodka prope ostium fl. Partizanskaja (olim Suczan) ad montem Sestra, 30 IX 1989, N 191, N. Tzvelev (LE).

Affinitas. A specie proxima — *C. hackelii* (Honda) Honda, foliorum laminis latioribus et prope basin vulgo sine pilis longioribus, aeque nec non surculis abbreviatis foliorum laminis deminutis habentibus, a specie alia — *C. hancei* Keng lemmatum aristis longioribus (6—10, non 1.5—4 mm lg.) et glumis brevioribus (1.2—1.6 et 1.5—2, non 2.1—3.2 et 3.7—5 mm lg.) differt.

Дерновинное растение 50—100 см выс., у основания с многочисленными побегами возобновления, сильно укороченными, но несущими уменьшенные пластинки листьев. Пластинки довольно многочисленных листьев ланцетно-линейные, 4—10 мм шир., у основания обычно без длинных волосков. Метелки небольшие, рыхлые; нижние цветковые чешуи клейстогамных колосков (расположенных внутри влагалищ верхних листьев) 4—5 мм дл., длинноостистые, с остью 7—10 мм дл.; нижние цветковые чешуи хазмогамных колосков 6—7 мм дл., близ основания рассеянно и прижато-волосистые, на верхушке с остью 6—10 мм дл. Нижняя колосковая чешуя хазмогамных колосков 1.2—1.6 мм дл., верхняя колосковая чешуя — 1.5—2 мм дл.

Тип: Россия, Приморский край, в окр. г. Находка, на песчаном побережье залива Находка близ устья р. Партизанская (б. Сучан) у горы Сестра, 30 IX 1989, N 191, Н. Цвелёв (LE).

Родство. От наиболее близкого вида *C. hackelii* отличается листовыми пластинками более широкими и близ основания обычно без длинных волосков, а также укороченными побегами, имеющими сильно уменьшенные листовые пластинки, от другого вида — *C. hancei* отличается более длинными (6—10, а не 1.5—4 мм дл.) остями и более короткими (1.2—1.6 и 1.5—2, а не 2.1—3.2 и 3.7—5 мм дл.) колосковыми чешуями.

Из 3 видов рода *Cleistogenes* Keng, приведенных Н. С. Пробатовой (1985) для Дальнего Востока, новый вид наиболее сходен с *C. hancei* Keng благодаря крупным размерам всего растения и широким листьям. Однако по длинным остям нижних цветковых чешуй и небольшим колосковым чешуям к нему более близок отсутствующий на российском Дальнем Востоке и распространенный преимущественно в Японии вид *C. hackelii* (Honda) Honda, хорошее изображение которого имеется на рис. 234 в сводке по злакам Китая Keng Yi-li (1959). Судя по этому рисунку и имеющемуся в Гербарии Ботанического института (БИН) РАН (LE) материалу из Японии, этот вид имеет довольно многочисленные длинные простые волоски близ основания листовых пластинок, почти отсутствующие у нашего вида. Кроме того, *C. hackelii* и *C. hancei*, как и большинство других видов рода, имеют у основания дерновин осенью укороченные побеги возобновления будущего года лишь с чешуевидными листьями, а у собранного нами вида они имеют развитые, хотя и очень мелкие, листовые пластинки. *C. hackelii* указывается автором обработки *Cleistogenes* во «Флоре Китая» (Wang Chaopin, 1990) для Китая, и не исключено, что часть приводимых им под этим названием экземпляров принадлежит к нашему виду.

C. hancei отличается от нашего вида и экологией. Если *C. nedoluzhkoi* собран на песках морского побережья, то немногие дальневосточные местонахождения *C. hancei* приурочены к каменистым склонам и скалам по р. Раздольной (б. Суйфун). Нами последний вид собирался в 3 местонахождениях: Приморский край, Октябрьский р-н, каменистый склон сопки в окр. с. Покровка, 24 IX 1982, N 510; там же, галечниковый склон левого берега р. Раздольной в 2—3 км выше с. Покровка, 9 IX 1985, № 95; там же, скалы по левому берегу р. Раздольной выше с. Чернятино, 13 IX 1987, № 181.

Другой вид этого рода — *C. kitagawai* Honda известен на Дальнем Востоке из значительно большего числа местонахождений (Пробатова, 1985 : 350, карта 147), а на западе он доходит до Алтая (Ломоносова, 1990 : 232, карта 296). Во «Флоре Китая» этот вид разделен на 2 разновидности, из которых типовая — var. *kitagawai* имеет относительно небольшое число междоузлий в верхней части стебля, а вторая разновидность — var. *foliosa* Chen et Wang (1990, Fl. Reip. Pop. Sin., 10, 1 : 50, tab. 13; = *C. foliosa* Keng, 1938, Journ. Wash. Acad. Sci. 28 : 298), являясь более ксерофильной, имеет в верхней части стебля значительно большее число более коротких междоузлий. Большинство российских, в том числе и дальневосточных популяций *C. kitagawai* принадлежит к var. *foliosa*, и лишь 2 собранных нами экземпляра («Хасанский р-н, мыс Гамова, сухой луг на пологом склоне к бухте Троицы в 3 км к югу от с. Андреевка, 18 IX 1979, N 169» и «Октябрьский р-н, окр. с. Покровка, на вершине горы Сенькина Шапка, 8 IX 1985, N 33») могут быть отнесены к типовой разновидности. Вполне вероятно, что обе разновидности заслуживают ранга самостоятельных видов, хотя на горе Сенькина Шапка нами собирались и типичные образцы var. *foliosa* («Окр. с. Покровка, среди скал на вершине горы Сенькина Шапка, 28 IX 1984, N 459»).

Еще один дальневосточный вид рода — *C. squarrosa* (Trin.) Keng, также собиравшийся нами на горе Сенькина Шапка, представлен на Дальнем Востоке более мезофильной разновидностью — var. *longe-aristata* (Rendle) Keng (Пробатова, 1985 : 351) с более длинными остями в хазмогамных колосках. Возможно, она также заслуживает ранга самостоятельного вида *C. andropogonoides* Honda, как это считал В. Н. Ворошилов (1979, Бюл. Глав. бот. сада, 113 : 34).

Присутствие на российском Дальнем Востоке целого ряда видов преимущественно центральноазиатского ксерофильного рода *Cleistogenes* свидетельствует о существовании в прошлом ксеротермической фазы в геологической истории этого района, которая, вероятно, совпадала по времени с тем периодом, когда восточноазиатская дуга островов от Камчатки до о-ва Тайвань составляла общую сушу с континентальной Азией. О том, что род *Cleistogenes* в целом является результатом эволюции в направлении ксероморфогенеза, свидетельствует присутствие у всех его видов веточек с клейстогамными колосками, полностью скрытых во влагалищах верхних стеблевых листьев.

Cotoneaster nedoluzhkoi Tzvel. sp. nov. (*Rosaceae*) — *C. mongolicus* auct. non Pojark.: Недолужко, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 147. — Frutex 0.3—1 m alt., valde et divaricate ramosus, cortice fuscidule-griseo. Stipulae fuscidulae, lanceolatae, 1.5—2.3 mm lg. Foliorum laminae ellipticae, 8—15 mm lg. et 6—9 mm lt., basi rotundatae vel late cuneatae, apice rotundatae, sed saepe minute apiculatae, supra opace virides, imprimis prope nervum medium pilis flexuosis tectae, subtus laxiuscule tomentosae, secus nervum medium saepe calvescentes, nervis lateralibus sat valde prominentibus. Petioli 1.5—3.5 mm lg., laxiuscule tomentosi. Inflorescentiae axillares, fortasse 2—3-florae, pedunculis 5—7 mm lg., laxiuscule tomentosis. Fructus ovate-globosi, 5.5—7 mm lg. et 4.5—6 mm lt., solitarii, opace rubescentes, nutantes, pedunculis arcuate curvatis.

Typus: Rossia, prov. Primorskje, in viciniis opp. Nachodka, in locis lapidosis in vertice montis calcareis Sestra ad ostium fl. Partizanskaja (olim Suczan), 30 IX 1989, N 224, N. Tzvelev (LE).

Affinitas. A specie proxima — *C. mongolicus* Pojark., foliis minoribus subtus nervis magis prominentibus et fructibus minoribus (5.5—7, non 8—9 mm lg.) differt.

Сильно и растопыренно-разветвленный кустарник 0.3—1 м выс., с буровато-серой корой. Прилистники буроватые, ланцетные, 1.5—2.3 мм дл. Листовые пластинки эллиптические, 8—15 мм дл. и 6—9 мм шир., у основания закругленные или ширококлиновидные, на верхушке закругленные, но часто с очень мелким острием, сверху тускло-зеленые, преимущественно близ средней жилки покрытые извилистыми волосками, снизу рыхловато-войлочные, вдоль средней жилки часто оголяющиеся, с довольно сильно выступающими боковыми жилками. Черешки 1.5—3.5 мм дл., рыхловато-войлочные. Соцветия пазушные, вероятно, 2—3-цветковые, на рыхловато-войлочных ножках 5—7 мм дл. Плоды яйцевидно-шаровидные, 5.5—7 мм дл. и 4.5—6 мм шир., одиночные, тускло-красноватые, поникающие, на дуговидно согнутых ножках.

Тип: Россия, Приморский край, в окр. г. Находка, на каменистых местах на вершине известняковой горы Сестра у устья р. Партизанская (б. Сучан), 30 IX 1989, N 224, Н. Цвелёв (LE).

Родство. От наиболее близкого вида *C. mongolicus* отличается более мелкими листьями снизу с более выступающими жилками и более мелкими (5.5—7, а не 8—9 мм дл.) плодами.

Хотя из азиатских видов рода *Cotoneaster* L. самым близким к нашему виду является *C. mongolicus* Pojark. (1955, Бот. мат. (Ленинград) 17 : 196, рис. 4), к которому он был отнесен В. А. Недолужко (1996), уже наличие большого разрыва между их ареалами (*C. mongolicus* доходит на востоке до Читинской обл. и Большого Хингана) позволяет сомневаться в их полном тождестве. Действительно, среди большого гербарного материала из Монголии по *C. mongolicus* нет ни одного экземпляра, вполне сходного с нашим видом. Интересно, что последний вид является еще более ксероморфным по сравнению с *C. mongolicus*, имея небольшие общие размеры, очень мелкие листья, немногоцветковые соцветия и более мелкие плоды. На горе Сестра он растет небольшими зарослями на ее вершине как на ее каменистых склонах, так и на скалистых обрывах. Вероятно, этот вид является эндемиком известняковых обнажений в бассейне р. Партизанской, откуда уже описано много редких видов.

Авторы обработки рода *Cotoneaster* в современной «Флоре Китая» (Yu Fe-tsun, Lu Lug-ti, 1974) приводят для Китая 58 видов из 3 секций и 7 рядов. Однако из видов, близких к нашему виду, в обработку включен лишь *C. mongolicus*, в примечании к которому упомянуты еще 2 описанных А. И. Поярковой из Китая вида: *C. tumeticus* Pojark., отличающийся от нашего вида более многоцветковыми соцветиями и равномерно волосистыми сверху листьями, и *C. kaschkarovii* Pojark., не имеющий сколько-нибудь близкого родства с *C. mongolicus*. Многочисленные виды, описанные G. Klotz из более южных районов Китая, в этой обработке в значительной своей части отнесены в синонимы к другим видам. M. Kitagawa (1979 : 362—363) в своей последней сводке по Северо-Восточному Китаю приводит лишь 3 вида *Cotoneaster*: *C. integerrimus* Medik., *C. melanocarpus* Lodd. и *C. multiflora* Bunge. Вид *C. mongolicus* в ней даже не упоминается и, по-видимому, присоединен к европейскому *C. integerrimus*.

Стоит упомянуть о том, что в последнее время европейские виды этого рода были существенно переработаны с разделением их на ряд видов меньшего объема. Вслед за принятым нами (Цвелев, Носкова, 1996) и авторами обработки рода во «Флоре Восточной Европы» (Гладкова, Крюгель, 2001) видом *C. scandinavicus* Hylmö из родства *C. integerrimus* s. l., из *C. niger* (Wahlb.) Fries (= *C. melanocarpus* Lodd. nom. illeg.) был выделен еще североевропейский вид *C. rannensis* Hylmö et J. Fryer (Hylmö, Fryer, 1999 : 5, fig. 3), описанный из Эстонии («Plantae estonicae, Reval auf dem Glinte oberhalb Kose»), к которому принадлежит и наше указание *C. melanocarpus* для о-ва Малый Тютерс в Финском заливе (Цвелёв, 2000 : 454). Популяции *C. cinnabarinus* Juz. с Полярного Урала выделены в особый вид — *C. uralensis* Hylmö et J. Fryer (1999 : 3, fig. 2) с типом: «Polar Ural, basin of the river Hulga, 27 VIII 1926, N 297, B. Gorodkov» (C, iso. LE). Существенно изменен также объем вида *C. integerrimus*. В правильности произведенных этими авторами изменений в таксономии *Cotoneaster* мы не вполне уверены, но несомненно, что в пределах России этот род нуждается в основательной ревизии.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-15-97818).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гладкова В. Н., Крюгель Т. С. Род *Cotoneaster* // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 588—592.

Ломоносова М. Н. Род *Cleistogenes* // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 231—233.

Недолужко В. А. Род *Cotoneaster* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1996. Т. 8. С. 146—147.

Пробатова Н. С. Сем. *Poaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1975. Т. 1. С. 89—382.

Цвелёв Н. Н., Носкова М. Г. Флористические находки на острове Нерва и других островах восточной части Финского залива // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 97—103.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб., 2000. 782 с.

Hylmö O., Fryer J. Cotoneaster in Europe // Acta Bot. Fenn. 1999. N 162. P. 179—184.

Keng Yi-li. Flora illustralis plantarum primarum sinicarum. Gramineae. Nankin. 1959. 1182 p.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta florae Mandshuricae. Vaduz, 1979. 700 p.

Wang Chaopin. Gen. *Cleistogenes* // Flora reipublicae popularis Sinicae. Pekin, 1990. T. 10(1). P. 41—54.

Yu Fe-tsun, Lu Lug-ti. Gen. *Cotoneaster* // Flora reipublicae popularis Sinicae. Pekin, 1974. N 36. P. 107—178.

SUMMARY

Two new species from the Far East (Primorski Krai, environs of Nakhodka town) are described: *Cleistogenes nedoluzhkoi* Tzvel. sp. nova close to *C. hackelii* (Honda) Honda and *Cotoneaster nedoluzhkoi* Tzvel. sp. nova close to *C. mongolicus* Pojark.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (282.247.33)

© А. Н. Шмараева,[1] Ж. Н. Шишлова,[2]
В. И. Дорофеев,[3] Т. М. Буркина[4]

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ НИЖНЕГО ДОНА

A. N. SCHMARAJEVA, Z. N. SCHISCHLOVA, V. I. DOROFEYEV, T. M. BURKINA.
NEW DATA ON THE FLORA OF THE LOWER DON

[1, 2, 4] Ростовский государственный университет
Ростов-на-Дону
[3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 28.12.2001

Приведены сведения о 27 новых и редких видах для флоры Нижнего Дона и Ростовской обл. 16 видов указываются впервые: *Alyssum savranicum*, *Arabis pendula*, *Astragalus sulcatus*, *Centaurium spicatum*, *Chaerophyllum temulum*, *Cruciata pedemontana*, *Dianthus membranaceus*, *Euphorbia praecox*, *Euphrasia brevipila*, *Koeleria brevis*, *Sagina procumbens*, *Saxifraga tridactylites*, *Scutellaria supina*, *Sedum subulatum*, *Selinum carvifolia*, *Vicia olbiensis*, *V. segetalis*.

Ключевые слова: флора, редкие виды, ареалы, Нижний Дон.

Данное сообщение является продолжением ряда публикаций (Дорофеев и др., 1994; Буркина и др., 1997; Хмель и др., 1997; Федяева и др., 1998; Шмараева, Шишлова, 1998; Дорофеев, 1999), дополняющих «Флору Нижнего Дона» (1984, 1985). В результате экспедиционных исследований последних лет, осуществляемых в рамках проекта № 786 ФЦП «Интеграция», а также при обработке более ранних гербарных материалов, было выявлено 16 видов сосудистых растений новых для Ростовской обл. и Нижнедонского региона, а также обнаружены новые местонахождения редких и исчезающих видов местной флоры.

Названия таксонов даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Фамилия коллектора упоминается в тех случаях, когда образцы собраны не авторами данного сообщения. Гербарные образцы хранятся в Гербарии Ботанического сада Ростовского гос. университета (РГУ), дублеты переданы в Гербарий Ботанического института (БИН) им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Новые виды для флоры Нижнего Дона и Ростовской области

Alyssum savranicum Andrz. Морфологически очень близок *A. tortuosum*, характеризуется почти круглыми плодами. Оба вида произрастают в сходных экотопах, в результате чего *A. savranicum*, будучи значительно более редким видом, не часто попадает в гербарные коллекции. Данное обстоятельство осложняет выявление границ распространения *A. savranicum* в пределах Европейской России. На территории России он был отмечен для Самарской, Белгородской и Воронежской областей (Васильченко, 1964; Дорофеев, 1998).

Верхнедонской р-н, окр. станицы Шумилинской, песчаный массив в долине р. Песковатки, 8 VIII 2000.

Arabis pendula L. Во «Флоре...» (1984) приводится для Ростовской обл. со ссылкой на С. С. Станкова и В. В. Талиева (1949), без подтверждения гербарным материалом. В коллекции LE имеется образец из Волгоградской обл. (Кременская станция, Лебяжий хутор, ольшаники на границе с песками, 14 VII 1886, Д. Литвинов). Цитируемое ниже местонахождение представляет юго-западный предел распространения вида в Евразии.

Верхнедонской р-н, окр. хутора Солонцовского, правый берег р. Песковатки, пойменный лес, 6 VIII 2000.

Astragalus sulcatus L. Во «Флоре...» (1984) указывался для восточных пределов Нижнего Дона (Волгоградская обл.).

Цимлянский р-н, окр. станицы Новоцимлянской, Доно-Цимлянский песчаный массив, по сырым лугам в пойме р. Цимлы, 6 VI 1997 и 5 VIII 1999.

Centaurium spicatum (L.) Fritsch. Во «Флоре...» (1984) отсутствует. Обнаружение в двух административных районах в течение одного года свидетельствует о достаточно слабой изученности распространения вида в Ростовской обл.

Ремонтненский р-н, окр. с. Подгорное, песчаный массив (гора Лысая), на влажных песках по берегу водоема, 11 VII 1998; Орловский р-н, окр. хутора Николаевского, на отвалах гипсового карьера, 29 VIII 1998. Встречается единично.

Chaerophyllum temulum L. Ранее отмечался в бассейне Хопра на сопредельных территориях Волгоградской (Флора..., 1984) и Воронежской области (Цвелёв, 1988).

Верхнедонской р-н, окр. хутора Солонцовского, правый берег р. Песковатки, в байрачном лесу, 6 VIII 2000.

Cruciata pedemontana (Bell.) Ehrend. В местах сбора произрастает обильно. Обнаружен в трех районах Ростовской обл. Ближайшее, подтвержденное гербарными сборами, местонахождение вида — Нижнее Поволжье (Шанцер, 1998).

Пролетарский р-н, оз. Маныч-Гудило, на остепненном береговом склоне и в долинной степи на о-ве Большая Баржа, 3 VI 1997; Орловский р-н, оз. Маныч-Гудило, о-в Водный (островной участок государственного заповедника «Ростовский»), обильно в долинной степи, 18 V 1997 и 16 V 1998; Ремонтненский р-н, окр. с. Подгорное, Краснопартизанский участок заповедника «Ростовский», сбитая степь, 22 IV 1999.

Dianthus membranaceus Borb. Ранее не упоминался. Ближайшие районы произрастания на западе — Украина (Шишкин, 1936), на севере — Воронежская обл. (Шишкин, 1964).

Азовский р-н, окр. с. Рогожкино, дельта Дона, на лугу, 17 VII 1987; Тарасовский р-н, окр. станицы Митякинской, левый берег р. Северский Донец, пойменный луг, 10 VII 1997; Миллеровский р-н, окр. хутора Фоминка, долина р. Калитвы, территория Донецкого лесхоза, на остепненных песчаных склонах балок, 11 VII 1997; Усть-Донецкий р-н, окр. станицы Раздорской, р. Дон, о-в Поречный, песчаный луг, 3 VIII 1997.

Euphorbia praecox (Fisch. ex Boiss.) B. Fedtsch. et Fler. Находка относительно многочисленной популяции неслучайна. Ближайшие местонахождения — полупустынные экотопы Нижне-Волжского флористического района (пограничного с изучаемой территорией) — указаны во «Флоре Восточной Европы» (Гельман, 1996).

Орловский р-н, окр. пос. Курганный, Стариковский участок заповедника «Ростовский», на глинистом остепненном склоне балки Старикова, 5 V 1998 и 21 IV 1999.

Euphrasia brevipila Burn. et Gmel. Во «Флоре европейской части СССР» (Цвелёв, 1981) и «Флоре...» (1985) приводится для Волгоградской обл. для Бузулукско-Хопёрского географического подрайона. Местонахождение, впервые выявленное в Ростовской обл., свидетельствует о более широком распространении вида на севере нижнедонского фрагмента ареала.

Верхнедонской р-н, окр. станицы Казанской, левый берег р. Дон, аренный осиново-березовый лес, 2 VIII 2000.

Koeleria brevis Stev. В литературе (Цвелёв, 1974) имеется общее указание о произрастании вида на Нижнем Дону. Приводимые находки свидетельствуют об относительно широком распространении вида в регионе от Приазовья до Ергеней.

Матвеево-Курганский р-н, окр. с. Екатериновка, редко на остепненных склонах балок по правому берегу р. Сухой Еланчик, 3 V 1994; Ремонтненский р-н, окр. с. Бол. Ремонтное, в составе сбитой полынно-типчаковой степи, 28 VI 1994.

Sagina procumbens L. Известны 2 местонахождения в Доно-Чирском ботанико-географическом подрайоне Нижнего Дона. Ближайшие районы произрастания за пределами региона — юго-восточная Украина и Предкавказье (Штейнберг, 1936; Кондратюк и др., 1985).

Цимлянский р-н, окр. станицы Новоцимлянской, Доно-Цимлянский песчаный массив, на влажных песках в устье р. Цимлы, 7 VI 1997; Боковский р-н, окр. станицы Боковской (хутор Свиридов), левый берег р. Чир, на сырых песках надпойменной террасы, 8 VI 2000, С. Ломакин.

Saxifraga tridactylites L. Во «Флоре...» (1985) приводится с ссылкой на литературные источники без указания конкретных мест произрастания. Цитируемое ниже местонахождение пока является единственным, которое подтверждено гербарным сбором.

Октябрьский р-н, окр. хутора Ягодинка, правый берег р. Кадамовки, Осиповская балка, каменистый остепненный склон, 26 IV 1997.

Scutellaria supina L. Ранее приводился только по литературным источникам (Флора..., 1985). Достоверная информация о произрастании вида на территории Ростовской обл. отсутствовала.

Куйбышевский р-н, окр. с. Лысогорка, правый коренной берег р. Тузлов, на меловых остепненных склонах, 3 VI 1991, 17 VI 1993 и 14 VI 1996.

Sedum subulatum (C. A. Mey.) Boiss. Ранее было известно единственное, оторванное от основного (кавказского) ареала, местонахождение вида, расположенное на юге Волгоградской обл. (Борисова, 1939). Позднее вид не включался в состав «Флоры...» (1984) ввиду отсутствия новой достоверной информации о его распространении в регионе.

Орловский р-н, окр. пос. Курганный, Стариковский участок заповедника «Ростовский», балка Старикова, на глинистом остепненном склоне южной экспозиции, в составе разреженной полынно-типчаковой ассоциации, 9 VI 1998.

Selinum carvifolia (L.) L. Впервые приводится для Ростовской обл. Во «Флоре...» (1984) указано, что вид очень редко встречается на территории Волгоградской обл. Новые местонахождения являются наиболее южными в нижнедонском флористическом районе.

Верхнедонской р-н, окр. станицы Казанской, левый берег р. Дон, аренный осиново-березовый лес, 11 VII 1996 и 2 VIII 2000; Шолоховский р-н, окр. хутора Антиповского, левый берег р. Дон, колковый березовый лес, 27 VII 1998 и 19 VIII 1998, С. Ломакин.

Vicia olbiensis Reut. ex Timb. Ближайшие места произрастания — Крым и Причерноморье (Цвелёв, 1987). Выявленное нами в долине Западного Маныча изолированное местонахождение вида расположено значительно восточнее основного ареала.

Орловский р-н, оз. Маныч-Гудило, о-в Водный (Островной участок государственного заповедника «Ростовский»), остепненный луг, 16 V 1998.

V. segetalis Thuill. Ранее вид не включался в региональные флористические списки из-за отсутствия достоверных сведений о его распространении на территории Нижнего Дона.

Азовский р-н, окр. хутора Дугино, дельта р. Дон, на засоленных лугах, 30 V 1990 и 23 V 1999.

Athyrium filix-femina (L.) Roth. В Ростовской обл. имеет статус уязвимого голарктического вида на границе равнинной части ареала (Редкие..., 1996). Ранее отмечался только на севере области (Шолоховский р-н). Выявленное место произрастания расположено значительно южнее.

Усть-Донецкий р-н, окр. хутора Мостового, песчаный массив в долине р. Кундрючьей, в дубово-ольховом аренном лесу, 29 VI 1994.

Carex disticha Huds. Охраняемый в Ростовской обл. европейско-кавказско-южносибирский дизъюнктивный вид (Редкие..., 1996), отмеченный до сих пор только на территории государственного республиканского заказника «Дельта Дона».

Боковский р-н, хутор Свиридов, левый берег р. Чир, пойменный луг, 6 VI 1998; там же, хутор Земцов, сырой луг в пойме р. Вербовки, 8 VI 2000.

Cleome donetzica Tzvel. Эндемик Донецкого кряжа, до недавнего времени считался исчезнувшим из местной флоры (Федяева, 1994; Редкие..., 1996). В результате специальных поисков удалось вновь обнаружить многочисленную популяцию вида у подножия крутого щебнистого склона, слабо задернованного петрофитными видами, среди которых доминирует *Silene supina* Bieb. Именно это место известно locus classicus (Цвелёв, 1979).

Белокалитвенский р-н, окр. станицы Краснодонецкой (бывш. Екатерининская), левый коренной берег р. Северский Донец, на щебнистых глинистых сланцах, 10 VII 1997.

Diplotaxis cretacea Kotov. Обнаружен при инвентаризации фондов Гербария ботанического сада РГУ, где образец числился как *Erucastrum cretaceum* Kotov. В области имеет статус уязвимого приуроченного к меловым обнажениям вида, известного из трех пунктов Верхнедонского и Куйбышевского районов (Редкие..., 1996). Выявленная популяция случайно сохранилась в составе урбанофлоры на обрывистых выходах сарматского известняка.

Г. Ростов-на-Дону, пос. Каменка, каменистый береговой склон р. Темерник, 16 VI 1996.

Epipactis helleborine (L.) Crantz. Вид семейства орхидных, имеет статус находящегося под угрозой исчезновения (Редкие..., 1996). Ранее был известен из трех пунктов. Новые находки свидетельствуют о том, что вид встречается чаще, особенно в северных районах, но популяции очень малочисленны.

Верхнедонской р-н, окр. хутора Демидовского, байрачный лес, 9 VII 1996; там же, окр. хутора Морозовского, правый берег р. Песковатки, в байрачном лесу, 5 VIII 2000; Шолоховский р-н, окр. хутора Антиповского, Среднедонской песчаный массив, в березово-ольховом аренном лесу, 20 VII 1999, С. Ломакин.

Erophila krockeri Andrz. Ранее приводился (по сборам 1993 г.) для Усть-Донецкого р-на Ростовской обл. (Дорофеев, 1999). Последние находки расширяют распространение данного вида.

Азовский р-н, окр. хутора Дугино, дельта р. Дон, на песчаном лугу, 14 IV 1989; Усть-Донецкий р-н, окр. станицы Раздорской, правый коренной берег р. Дон, на остепненном склоне Генераловой балки, 23 VI 1996.

Gentiana pneumonanthe L. В области имеет статус уязвимого вида на южной границе равнинной части ареала (Редкие..., 1996). Долгое время считался исчезнувшим из состава местной флоры (Федяева, 1994), но в 1994 г. С. А. Ломакин подтвердил его местонахождение на территории области, собрав образцы в долине р. Чир (Боковский р-н). Популяции, отмеченные нами в составе луговых ценозов Среднедонского песчаного массива, отличаются относительно большим количеством генеративных особей.

Верхнедонской р-н, окр. станицы Казанской, левый берег р. Дон, на опушке аренного осиново-березового леса, 2 VIII 2000; там же, окр. станицы Шумилинской, левый берег р. Песковатки, песчаный луг, 8 VIII 2000.

Juniperus sabina L. В Ростовской обл. вид считался исчезнувшим (Редкие..., 1996). Однако выяснилось, что крупная популяция на Песковатском песчаном массиве (Лашкевич, 1963) сохранилась. Ее следует взять под особую охрану. Вид успешно культивируется в Ботаническом саду РГУ и довольно широко используется в озеленении населенных пунктов степной зоны.

Верхнедонской р-н, окр. хутора Морозовского, левый берег р. Песковатки, высокобугристые пески, 9 VIII 2000.

Matthiola fragrans Bunge. Уязвимый евразиатский вид, внесен в «Красную книгу РСФСР» (1988). Ранее были известны единичные популяции на выходах твердого мела в Верхнедонском, Миллеровском и Тарасовском районах (Сохраним..., 1981). Численность вида сокращается из-за уничтожения характерных местообитаний при промышленных разработках мела.

Шолоховский р-н, окр. хутора Меркуловского, правый коренной берег р. Дон, на меловых обнажениях, 25 VI 1996, С. Ломакин; там же, 6 VII 1997.

Radiola linoides Roth. Относится к категории видов с неопределенным статусом редкости ввиду скудных сведений о его распространении в области (Редкие..., 1996). Отмечался на Доно-Цимлянском песчаном массиве в начале XX в. (Сукачев, 1903), позже не упоминался. Вероятно, пропускается при сборах из-за очень маленьких размеров и коротких сроков вегетации. В засушливые годы численность популяций сокращается до единичных особей.

Усть-Донецкий р-н, окр. станицы Нижнекундрюченской, обильно на сырых песках в долине р. Кундрючьей, 24 VI 1998.

Благодарности

Авторы публикации выражают искреннюю благодарность за ценные консультации при определении материала сотрудникам БИН Н. Н. Цвелёву, Д. В. Гельтману, Г. Ю. Конечной, М. Л. Кузьминой, А. К. Сытину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Род Очиток — *Sedum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С. 45—99.

Буркина Т. М., Федяева В. В., Шмараева А. Н., Шишлова Ж. Н., Сидорова О. М. Дополнение к флоре Ростовской области // Бюл. Гл. бот. сада. 1997. Вып. 175. С. 58—63.

Васильченко И. Т. Сем. 62. *Cruciferae* (*Brassicaceae*) — Крестоцветные // П. Ф. Маевский. Флора Средней полосы европейской части России. Л., 1964. С. 321—354.

Гельман Д. В. Род Молочай — *Euphorbia* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 262—286.

Дорофеев В. И. Семейство крестоцветные — *Cruciferae* (*Brassicaceae*) Средней полосы европейской части Российской Федерации // Turczaninowia. 1998. Т. 1. № 3. С. 5—94.

Дорофеев В. И. Новые находки крестоцветных (*Brassicaceae*) на территории Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 135—138.

Дорофеев В. И., Ганнибал Б. К., Ветрина Е. В. Дополнение к флоре Нижнего Дона // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 90—93.

Кондратюк Е. Н., Бурда Р. И., Остапко В. М. Конспект флоры юго-востока Украины. Киев, 1985. 272 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Лашкевич К. А. Лесорастительное районирование и типология придонских песков // Сборник научных работ Донской науч.-исслед. лесной опытной станции ВНИИЛМ. Ростов-на-Дону, 1963. Вып. 2. С. 3—23.

Редкие и исчезающие виды растений, грибов и лишайников Ростовской области. Ростов-на-Дону, 1996. 248 с.

Сохраним навечно: дикорастущие виды растений Донского бассейна, требующие охраны. Ростов-на-Дону, 1981. 96 с.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. 1150 с.

Сукачев В. Н. Ботанико-географические исследования в Донской области летом 1902 г. // Тр. С.-Петербургского общ-ва естествоиспытателей. 1903. Т. 34. Вып. 1. С. 70—83.

Федяева В. В. Проблема антропогенной трансформации флоры Нижнего Дона // Современные проблемы биологии. Ростов-на-Дону, 1994. С. 51—58.

Федяева В. В., Буркина Т. М., Шмараева А. Н., Шишлова Ж. Н., Сидорова О. М. Новые материалы к флоре Нижнего Дона // Изв. высш. уч. заведений. Северо-Кавказский регион. Естеств. науки. 1998. № 4. С. 78—81.

Флора Нижнего Дона. Ростов-на-Дону, 1984. Ч. 1. 280 с.; 1985. Ч. 2. 240 с.

Хмелев К. Ф., Буркина Т. М., Демина О. Н. Дополнение к «Флоре Нижнего Дона» // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 98—100.

Цвелёв Н. Н. Род Тонконог — *Koeleria* Pers. // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 203—207.

Цвелёв Н. Н. Род Клеоме — *Cleome* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 29—30.

Цвелёв Н. Н. Род Очанка — *Euphrasia* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 268—281.

Цвелёв Н. Н. Род Горошек — *Vicia* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 127—147.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского заповедника. Л., 1988. 191 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шанцер И. А. Таксономический обзор семейства *Rubiaceae* во флоре Нижнего Поволжья // Бюл. Гл. бот. сада. 1998. Вып. 176. С. 55—69.

Шишкин Б. К. Род Гвоздика — *Dianthus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 803—861.

Шишкин Б. К. Сем. 33. *Caryophyllaceae* — Гвоздичные // П. Ф. Маевский. Флора Средней полосы европейской части России. Л., 1964. С. 121—238.

Шмараева А. Н., Шишлова Ж. Н. Ботанические экспедиции в Ростовской области // Информационный бюллетень Совета ботанических садов России. 1998. Вып. 8. С. 18—20.

Штейнберг Е. И. Род Мшанка — *Sagina* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 4. С. 471—475.

SUMMARY

The paper presents the new floristic information on 27 new and rare species for the flora of the Lower Don and the Rostov Region. *Alyssum savranicum*, *Arabis pendula*, *Astragalus sulcatus*, *Centaurium spicatum*, *Shaerophyllum temulum*, *Cruciata pedemontana*, *Dianthus membranaceus*, *Euphorbia praecox*, *Euphrasia brevipila*, *Koeleria brevis*, *Sagina procumbens*, *Saxifraga tridactylites*, *Scutellaria supina*, *Sedum subulatum*, *Selinum carvifolia*, *Vicia olbensis*, *V. segetalis* have been recorded for the species for the Lower Don for the first time. The other 10 species (*Athyrium filix-femina*, *Carex disticha*, *Cleome donetzica*, *Diplotaxis cretacea*, *Epipactis helleborine*, *Erophila krockeri*, *Gentiana pneumonanthe*, *Juniperus sabina*, *Matthiola fragrans*, *Radiola linoides*) are rare to the flora under study.

УДК 581.999

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© **Н. Н. Арнаутов**

НОВЫЕ ВИДЫ *ASPIDISTRA* (*CONVALLARIACEAE*) ДЛЯ ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

N. N. ARNAUTOV. NEW SPECIES OF *ASPIDISTRA* (*CONVALLARIACEAE*) FOR FLORA OF VIETNAM

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 28.12.2001

Изучены гербарные и живые образцы представителей рода *Aspidistra*, собранные в разные годы на территории Вьетнама. Выявлено 13 видов, ранее не упоминавшихся для Вьетнама, что значительно расширяет ареал рода.

Ключевые слова: *Aspidistra*, флористические находки, Вьетнам.

Род *Aspidistra* Ker-Gawl. до 1970-х годов считался весьма малочисленным — признавалось всего 2—4 вида, распространенных в Юго-Восточной Азии. Для Вьетнама указывалось 3 вида (Gagnepain, 1934): *A. typica* Bail., *A. tonkinensis* (Gagnep.) F. T. Wang et K. Y. Lang (как *Colania tonkinensis*) и *A. glandulosa* (Gagnep.) Pierre ex Gagnep. (как *Antherolophus glandulosus* Gagnep.). С развитием флористических исследований в Китае список видов рода *Aspidistra* значительно пополнился. По состоянию на июнь 1999 г. в Китае отмечается 47 видов данного рода (Lang et al., 1999). Поэтому имеются все основания полагать, что и флора Вьетнама не менее богата представителями данного рода. В процессе работы с оранжерейной коллекцией юго-восточных представителей сем. *Convallariaceae*, собранных в разные годы в различных районах Вьетнама, и просмотре гербарных образцов вьетнамских растений, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), автором составлен список видов *Aspidistra*, не указывавшихся ранее для Вьетнама. Выявленные виды опровергают мнение китайских ученых (Lang et al., 1999) об узком эндемизме данного рода и значительно расширяют границы его ареала.

Aspidistra Ker-Gawl.

Ker-Gawl., 1822, Bot. Reg. VIII: t. 628. — *Macrogine* Link et Otto, 1823, Ic. Pl. Select: t. 31. — *Colania* Gagnep., 1934. Bull. Mus. Hist. Nat., Paris. Ser. 2, 4 : 190. — *Antherolophus* Gagnep. in Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. Ser. 2, 4 : 190. 1934.

1. *Aspidistra acetabuliformis* Y. Wan et C. C. Huang — 1987, Acta Phytotax. Sin. 25. 5 : 396.

Specimena examinata: Vietnam, Hai Phong, Cat Ba, 88—115. Plantae vivae in Horto Petropol.[1]

2. *A. caespitosa* C. P'ei — 1939, Contr. Biol. Lab. Sc. Soc. China Bot. Ser. 12 : 101.

Specimena examinata: Vietnam, Lam Dong: Da Chay: VH — 2769; Lam Dong: Dalat: VH — 2498 (LE).

3. *A. claviformis* Y. Wan — 1984, Bull. Bot. Res. 4(4) : 166—168.

Specimen examinatum: Vietnam, Prov. Son La, Thuan Chau, Ban Sai. 700—800 m alt. 76—140. Plantae vivae in Horto Petropol.

4. *A. elatior* Blume — 1834, Hoev. et de Vriese, Tijdschr. Nat. Gesch. Phys. I : 76. t. 4, Yasuda, 1894, Bot. Mag. Tokyo 8 : 75. t. 2; Lawrence, 1955; Baileya 3 : 190. fig. 62. — *Plectogine variegata* Link, 1834 in Otto et Dietr. Gartenz. 265. — *Aspidistra punctata* Lindl. var. *albopunctata* Hook., 1863, in Curtis's Bot. Mag. 89: t. 5386; Wang, Tang, 1978 in Fl. Reipubl. Popul. Sin. 15 : 20—22. fig. 7 : *8—9*.

Specimen examinatum: Vietnam, Dalat, 91—102. Plantae vivae in Horto Pertopol.

5. *A. fimbriata* F. T. Wang et K. Y. Lang — 1978, Acta Phytotax. Sin. 16. 1 : 76—77; Wang, Tang, 1978 in Fl. Reipubl. Popul. Sin. 15 : 22. fig. 7 : *1—3*.

Specimen examinatum: Vietnam, Hai Phong, Cat Ba, 88—144. Plantae vivae in Horto Petropol.

6. *A. fungilliformis* Y. Wan — 1984, Bull, Bot. Res. 4, 4 : 165—166.

Specimen examinatum: Vietnam, Hai Phong, Cat Hai, 88—117. Plantae vivae in Horto Petropol.

7. *A. hainanensis* W. Y. Chun et How — 1977, in Fl. Hainan. 4 : 533; Wang, Tang, 1978 in Fl. Reipubl. Popul. Sin. 15 : 23. fig. 8 : *1—4*.

Specimen examinata: Vietnam, Thai Nguyen, Tam Dao: VH — 5031; Vietnam, Hai Phong, Cat Ba, 88—119, Vietnam, Dalat, 91—103. Plantae vivae in Horto Petropol.

8. *A. longipetala* S. Z. Huang — 1986, Guihaia, 6, 4 : 273—274.

Specimena examinata: Vietnam, Dalat, 88—110; Bach Ma, 1998, coll. J. Bogner (Bot. Garten Muenchen) 2302. Plantae vivae in Horto Petropol.

9. *A. lurida* Ker-Gawl. — 1822, in Bot. Reg. 8 : 628; =*Macrogyne convallariefolia* Link et Otto — 1923, in Ic. Pl. Select. t. 31; =*Aspidistra punctata* Lindl., 1826, in Bot. Reg. 12 : t. 977; =*A. kouy-tchensis* H. Lev. et Vaniot, 1905 in H. Lev. Liliac. etc. Chine 35; =*A. kouy-tchensis* var. *aucubaemaculata* H. Lev. et Vaniot, ibid.; Wang, Tang, 1978 in Fl. Reipubl. Popul. Sin. 15 : 19—20. fig. 7 : *6—7*.

---

[1] Живые образцы коллекции Ботанического сада БИН в большинстве случаев представлены единичными экземплярами. По мере разрастания экземпляров будет собираться гербарий и передаваться на хранение в Гербарий БИН РАН (LE).

Specimen examinatum: Vietnam, Gialai-Kontum, Komplong, 85—169. Plantae vivae in Horto Petropol.

10. *A. minutiflora* Stapf — 1903, Jorn. Linn. Soc. Bot. 36:113; Wang, Tang, 1978 in Fl Reipubl. Popul. Sin. 15:22—23. fig. 8:*5—6*.
Specimen examinatum: Vietnam, Lam Dong: Da Chay: VH—3422 (LE).

11. *A. retusa* K. Y. Lang et S. Z. Huang — 1981, Acta Phytotax. Sin. 19(3):379.
Specimen examinatum: Vietnam, Prov. Lam Dong, Dalat, 84—170, Plantae vivae in Horto Petropol.
12. *A. subrotata* Y. Wan et C. C. Huang — 1987, Guihaia 7. 3:223—224.

Specimena examinata: Vietnam, Gialai-Kontum, 85—722. Plantae vivae in Horto Petropol.; Vietnam, Ninh Thuan: Noi Gia Rinh: VH — 3542 (LE).

13. *A. typica* Bail — 1894, Bull. Soc. Linn. Paris, 2:1129; Hook. f. 1986 in Curtis's Bot. Mag. 122; t. 7484; Gagnep., 1934, in Lecomte, Fl. Gener. Indo-Chine, 6:785. fig. 75:*1—7*.
Specimen examinatum: Vietnam, Dalat, (91—100). Plantae vivae in Horto Petrol.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность д-ру J. Bogner, куратору Мюнхенского ботанического сада (Германия) за живые образцы видов *Aspidistra*, собранные им в различных районах Юго-Восточной Азии и любезно переданные Ботаническому саду БИН.
Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49530).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Gagnepain F. Liliales in: Lecomte H. // Flore Generale de l'Indo-Chine, 1934, Vol. 6. Pt. 6. P. 753—815.

Lang K. Y., Li G. Z., Liu Y., Wgei Y. G., Wang R. X. Taxonomic and phytogeographic studies on the genus *Aspidistra* Ker-Gawl. (*Liliaceae*) in China // Acta Phytotax. Sinica. 1999. Vol. 37. N 5. P. 468—508.

SUMMARY

The herbarium and alive samples of *Aspidistra* species collected in a number of years in Vietnam are studied. 13 species are recorded, which have not been mentioned before. The records allow to enlarge the known geographical range of the genus.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47+57):58

© **А. К. Сытин, О. В. Ребристая, Е. А. Ходачек**

БОРИС АЛЕКСАНДРОВИЧ ЮРЦЕВ

(к 70-летию со дня рождения)

A. K. SYTIN, O. V. REBRISTAYA, E. A. KHODACHEK. BORIS ALEKSANDROVICH YURTSEV
(ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 12.03.2002

Исполнилось 70 лет Борису Александровичу Юрцеву — заведующему Лабораторией растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, доктору биологических наук, профессору, лауреату Государственной премии СССР и премии им. В. Л. Комарова РАН, заслуженному деятелю науки РФ, действительному члену Российской академии естественных наук.

Б. А. родился 15 марта 1932 г. в Москве на Арбате. С паутиной переулков от Бульварного кольца до Моховой связаны его детство и юность: в Скатертном переулке он жил вдвоем с матерью в маленькой комнате густонаселенной коммунальной квартиры; школа находилась на углу Мерзляковского и Медвежьего переулков; кафедра геоботаники Московского ун-та — на Большой Никитской (тогда улице Герцена), а рядом — Консерватория, где он бывал каждую неделю по нескольку раз, включая воскресный дневной концерт; и наконец, — дома живших неподалеку друзей, с которыми он общался постоянно.

Дед — Я. А. Френкель, служивший военным хирургом в русско-японской войне, работал в Первой Градской больнице. Мать, Нина Яковлевна, имела музыкальное и литературное образование.

О маленьком Боре в основном заботилась бабушка, получившая в свое время образование в Сорбонне, но незадолго до его поступления в школу ее не стало.

2 июля 1941 г. от причала Речного вокзала в Химках пароходом вместе со многими другими детьми Боря был эвакуирован в г. Касимов на Оке. Вместе с ним оказался сосед по квартире, первоклассник той же школы, Митя Перцев — ныне известный искусствовед. Они остались друзьями на всю жизнь. Вскоре нашла сына и мать. Вдвоем они выехали из Касимова в Казань, где жила в это время вторая семья его отца, и поселились неподалеку от д. Займище, в интернате, окруженном сосновым лесом. В 1943 г. «Пионерская правда» начала движение «Изучай свой край». В группе юных краеведов Борису досталась должность ботаника. Исследуя окрестности д. Займище, он обнаружил сон-траву и цветущие

хохлатки. Эта весенняя экскурсия решила его судьбу. В 1944 г. двенадцатилетний Борис вернулся в Москву. На занятиях школьного кружка биофака Московского университета (МГУ) он впервые узнал название *Anemone nemorosa*, определив растение по руководству М. И. Нейштадта. На кафедре геоботаники его познакомили с И. Г. Серебряковым и Л. В. Кудряшовым. От Серебрякова он получил несколько заданий, которые успешно выполнил. Одновременно он стал посещать станцию Юных натуралистов в Останкине. В то время он познакомился с Б. М. Кульковым, любителем-флористом, который приобщил его к ботаническим экскурсиям по Подмосковью.

В 110 школе, где учились Б. Юрцев и Д. Перцев, преподавали одаренные педагоги. В. А. Котляревский вел кружок по изучению литературы эпохи Возрождения. Творчество Данте, Рабле, Шекспира, Лопе де Вега, Кальдерона поражало светоносной энергией и духом гуманизма. Друзья слушали также публичные лекции по истории литературы в МГУ, дополняя услышанное систематическим чтением и посещением театров. Многие строфы Пушкина, Гёте, Блока помнили наизусть. Позднее, из любимых авторов — Ромена Роллана и Анатоля Франса Борис извлек нравственные максимы, создав основы собственной этики добра, проистекавшей из философичного, по-юношески наивного приятия бытия. Суть его состояла в отвержении эгоизма во имя величайшего уважения к духовной независимости личности и ценности внутреннего мира каждого индивидуума. Серьезному отношению к жизни отвечали и спектакли Художественного театра, который он посещал несколько раз в неделю. Музыка была не менее притягательной стихией. В соседнем подъезде дома на Скатертном жила художница А. И. Трояновская. Здесь на рояле, который оставил ей Николай Метнер, любил заниматься Святослав Рихтер и, когда в раскрытые окна лилась музыка, на подоконнике эркера показывались Борис и Митя — его постоянные слушатели. Начиная играть, пианист спрашивал о них: «А головы на месте?». Соседом по квартире был дирижер Большого театра В. В. Небольсин, а сама квартира хранила вещественную память о студии Касьяна Голейзовского в виде частей балетного станка.

Жизнь протекала в двух ипостасях: зимой — увлечение литературой, театром и музыкой, первые попытки писать стихи, летом — безраздельно ботаникой. Создавался Главный Ботанический сад в Останкине, и Борис, познакомившись с В. Н. Ворошиловым, помогал Г. В. Микешину в организации экспозиции растений природной флоры.

Укреплялась связь с университетом: он стал участвовать в студенческих ботанических экскурсиях, Н. Л. Соколова представила Бориса В. В. Алехину, заведовавшему кафедрой геоботаники. Летом 1948 г. Т. А. Работнов привлек его к изучению лугов в Дединово на Оке. В конце того же лета грянула августовская сессия ВАСХНИЛ, которую горячо обсуждали студенты и преподаватели МГУ, с которыми общался Борис. Тогда же был и «мичуринский набор» студентов на биофак. По нему были приняты Т. Г. Дервиз и Г. М. Проскурякова, впоследствии близкие друзья Б. А.

Под руководством И. Г. Серебрякова Б. А. начал изучать биологию цветения и сезонную ритмику развития подмосковных растений, особенно увлекаясь в то время проблемой морфогенеза жизненных форм в духе идей Н. П. Кренке и его же теорией циклического старения и омоложения растений в онтогенезе (теория возрастной цикличности). Первая научная статья, опубликованная в 1951 г. в «Бюллетене МОИП», написана им, в то время десятиклассником, по результатам наблюдений за ритмом роста корней травянистых растений дубрав.

В 1950 г., окончив школу с серебряной медалью, Борис Юрцев стал студентом МГУ. Кафедра геоботаники в то время переживала трудные времена — были уволены Г. И. Дохман, Н. Л. Соколова и Т. Б. Вернандер. Заведующим стал С. С. Станков. Читать спецкурсы приглашали блестящих специалистов: фитоценологию преподавал А. А. Уранов, экологическую морфологию растений — И. Г. Серебряков, Т. А. Работнов читал луговедение, Н. Я. Кац — экологию, В. А. Дубянский — растительность пустынь, С. Н. Тюремнов — болотоведение. Тундроведение и практикум по определению лишайников вел В. Л. Говорухин. Среди студентов также было немало ярких личностей — на одном курсе с Б. А. учились Н. Н. Воронцов, Г. А. Заварзин, Б. М. Медников, Ю. Г. Рычков, Я. И. Старобогатов; на курс старше были С. М. Разумовский, А. Г. Еленевский, В. Н. Павлов; младше — А. П. Хохряков и М. Г. Пименов.

Имея опыт самостоятельных исследований, Б. А. отрабатывал ботанические практики по индивидуальной программе, но зоологическими занимался вместе со всеми. Так, в Турово на Оке он вел наблюдения над шмелями как опылителями.

Облик Б. А. студенческих лет памятен многим. Он выделялся среди университетских сверстников скромным и непритязательным внешним видом, зимой появлялся на факультете в валенках и меховом треухе, приезжая на занятия прямо из Ромашково, где изучал подснежный рост растений. Но его отличала редкая свобода суждений. Не без сарказма он комментировал очередные заявления Лысенко и Презента, подвергал сомнению догматы общественных дисциплин, избегал политинформаций, «линеек», собраний, отсутствовал на траурном митинге в Большой Зоологической аудитории в начале марта 1953 г., когда умер Сталин. Вместе с тем этот «антиобщественный тип» собрал вокруг себя когорту интересовавшейся растениями молодежи. Он был старостой студенческого геоботанического кружка и руководителем ботанического кружка для школьников. Из последнего вышли известные специалисты В. Б. Иванов, В. Утехин, А. Р. Матвеев. Студенческий кружок вел серьезные исследования по специальной методике, изучая южную границу распространения ели в Подмосковье (тему подсказал П. А. Смирнов). Кроме излюбленного Ромашкова часто посещали Лосиный остров, Пахру и, конечно, Лужки, где проводил лето П. А. Смирнов. Были и более дальние экспедиции: в 1952 г. Юрцев побывал в Крыму, в заповеднике у подножия горы Роман-Кош вместе с И. Л. Крыловой и Т. Г. Дервиз. Он пишет 31 июля 1952 г.: «...есть две природы: одна, простая, неприметная, тихая природа мест, где мы выросли, такая родная и тихая, как любимый друг; можно затеряться в ее перелесках, лечь и прижаться щекой к ее шершавой груди — она накроет тебя травами и тенью своих берез, словно нежной материнской рукой, и обовьет ласковым дыханием ветра — и на душе станет светло и тихо, и так легко и немножко грустно, как всегда, когда бывает что-нибудь очень хорошее; мудрая, она все понимает без слов и всегда остается другом. И всегда уносишь после этого с собой, вместе с родным шелестом берез и улыбкой милого неба тишину и ясность — и благодарность... И другая природа, всегда прекрасная природа — сказка, удовлетворяющая другим могучим потребностям человека, откликающаяся его внутренним голосам, скрытым силам души, его ненасытимой жажде познавать красоту, величие и богатство мира, жизни. Такой обетованной землей стал Крым». В то время Б. А. хотел посвятить себя проблеме возобновления и сбережения лесов и видел в науке о лесе большие теоретические и прикладные перспективы.

Летом 1953 г. состоялась поездка на Тянь-Шань с энтомологом Д. В. Панфиловым, повернувшая научные интересы Б. А. к широким ботанико-географическим сопоставлениям и их исторической (флорогенетической) интерпретации, к сравнению жизненных форм растений разных поясов и зон. Вернувшись из экспедиции, он побывал в Мещере, затем в Хибинах и на Белом море, в Кандалакшском заповеднике.

В следующем, 1954 г. Б. А. начал собирать материал для дипломной работы. Он побывал на Гиссарском хребте (Таджикистан) и в Азербайджане (Талыш), а поздней осенью посетил Тульские засеки. Тема дипломной работы была посвящена эволюции жизненных форм некоторых видов кленов секц. *Platanoidea* Pax, и она стала одним из первых опытов изучения эволюционной трансформации жизненных форм не методами морфологического анализа рядов, состоящих из видов разных родов и семейств, а на основе филогенетического анализа естественной таксономической группы. Это направление впоследствии разрабатывалось в работах учеников школы Серебрякова — Л. Е. Гатцук (род *Hedysarum*), Л. М. Шафрановой (*Potentilla*) и многих других. Осмысление материала сквозь призму флорогенетических идей М. Г. Попова было представлено в докладе «Арктотретичный лес Талыша» (вызвавшем критическую оценку А. А. Уранова) и включено в качестве главы в дипломную работу. Уже на ее защите Юрцев получил основательный разнос и от П. А. Смирнова за рыхлую структуру доклада, невыверенную латынь и плохие рисунки (схемы биоморф деревьев кленов). Услышав в заключение: «Кому дано изрядно, с того и спрос велик», Б. А. все-таки получил «пятерку». Однако суровая критика П. А. Смирнова принесла пользу для будущей научной деятельности Б. А. Поводом для нее была не столько небрежность в оформлении работы, сколько флорогенетические фантазии на основе литературных источников, воспринятых некритически. Упрек учителя в безосновательности широких обобщений по результатам обработки одной лишь таксономической группы, да к тому же без должной квалификации систематика, Б. А. прочувствовал особенно глубоко. Необходимость строить филогенетические реконструкции на основе детального монографического изучения группы он доказал впоследствии изучением эволюции рода *Oxytropis*, заслужив одобрение Смирнова.

Б. А. получил распределение во Владивосток в Дальневосточный филиал АН СССР в распоряжение ботанико-географа и лесоведа Б. П. Колесникова. Но неожиданно произошла встреча, открывшая Б. А. захватывающие перспективы. Т. А. Работнов рекомендовал талантливого выпускника профессору Б. А. Тихомирову — крупному исследователю природы Арктики, набиравшему коллектив в недавно организованную Группу растительности Крайнего Севера Ботанического института (БИН АН). Юрцев принял предложение переехать в Ленинград и использовать остаток лета для поездки в Арктику в составе Полярной экспедиции. В Тикси он встретился с будущими коллегами — В. Ф. Шамуриным и В. С. Штепа. Т. Г. Полозова, отправившаяся по распределению в Казахстанскую комплексную экспедицию, получала от Б. А. письма, полные восторженных впечатлений о Севере. В октябре Юрцев разыскал ее в пос. Аягуз Семипалатинской обл., где в течение нескольких дней они зарегистрировали брак в местном ЗАГСе. В конце 1955 г. для обоих начался трудный период бездомного быта в Ленинграде. Однако эти неудобства с лихвой вознаграждались работой с гербарными коллекциями и книжными сокровищами БИН, общением с выдающимися специалистами, участием в полевых работах на Севере. В самом конце 1955 г., после сахалинского периода деятельности, в Ленинград вернулся один из самых высокообразованных ботаников — А. И. Толмачев. Ему было 53 года, и он, приглашенный в БИН Б. А. Тихомировым, начал работу над созданием «Арктической флоры СССР». Окна Сибирского сектора Гербария, где оба исследователя работали с коллекциями, светились допоздна. Повседневная деятельность систематика, рутинная и кропотливая, наполнялась вдохновляющим ботанико-географическим содержанием в свете тех искрометных мыслей, которые щедро расточал Толмачев и которые воспринимались его младшим коллегой благодарно и творчески.

В 1956 г. Б. А. выехал в экспедицию в низовья р. Лены. В ней принимал участие А. И. Толмачев, а также молодое поколение сотрудников сектора Севера отдела геоботаники — В. В. Петровский, В. С. Штепа, О. В. Ребристая, А. Е. Катенин. Изучалась флора окрестностей Чекуровки, Чайтумуса, Станнах-Хочо, Сокола (Полярная станция). Был осуществлен сплав до устья Лены по Оленекской протоке. По изобилию сборов, разнообразию наблюдений, разного рода приключениям экспедиция осталась в памяти ее участников предприятием поистине эпическим, а некоторые афоризмы Толмачева («Дайте виду поварьировать») надолго вошли в устный фольклор Лаборатории Крайнего Севера. Запомнилось и возвращение легендарным Северным морским путем до Архангельска. Результаты геоботанических наблюдений обсуждались с группой московских почвоведов — В. Б. Торгульяном, Н. А. Караваевой и Е. Н. Ивановой. Сотрудничество специалистов разного профиля сыграло большую роль в последующих комплексных работах по изучению флоры и растительности Северо-Востока. Исследования Лаборатории Крайнего Севера всегда ориентировались на новейшие методы и данные смежных наук, что, в свою очередь, стимулировало их развитие. Здесь уместно вспомнить и о многолетнем изучении чисел хромосом растений П. Г. Жуковой, что существенно обогатило представления о кариосистематике видов флоры Арктики, большинство из которых не были исследованы в этом плане.

Лето 1958 г. (Международный геофизический год) Б. А. провел в Северо-Восточной Якутии на метеостанции горного узла Сунтар-Хаята. Итогом стала монография и диссертация, защищенная в июне 1965 г. «Ботанико-географический анализ флоры и растительности горного узла Сунтар-Хаята (Верхояно-Колымская горная страна)», представленная на соискание ученой степени кандидата биологических наук и допущенная к защите в качестве докторской. Сопряженный эколого-географический и таксономический анализ зональных и реликтовых комплексов Субартики позволили Б. А. разработать оригинальные концепции происхождения горнотундровых (гольцовых), гипоарктических олиготрофных, криофитностепных растений и внести серьезные коррективы в существовавшие представления о происхождении арктического и темнохвойного таежного комплексов.

В группе авторов «Арктической флоры» по поручению Толмачева Б. А. обрабатывал семейство бобовых. Изучение систематики сложнейшего рода *Oxytropis* секц. *Baicalia* Bunge чрезвычайно обогатило его кругозор и расширило рамки квалификации. Начало этому положил поиск места нового вида, описанного совместно с М. Н. Караваевым с северо-востока Якутии, в общей системе рода. Однако, не ограничиваясь лишь таксономическим решением задачи, Б. А. увидел ее шире, на фоне исторического развития области дауро-монгольской степной флоры, что позволило приблизиться к кругу флорогенетических идей, которые разрабатывал М. Г. Попов — его предшественник в изучении остролодочников Байкальской Сибири, трудами которого он издавна восхищался, а также к опыту филогенетического анализа И. М. Крашенинникова с его пристальным вниманием к экологическому содержанию эволюционных преобразований таксонов на фоне гипотетических реконструкций палеогеографии Евразии. Интерес к многогранным аспектам проблемы происхождения флоры северного полушария сблизил Б. А. с Толмачевым в совместной работе, оказавшейся исключительно плодотворной. Согласовывая противоречия гипотез, им удалось поставить ряд фундаментальных проблем, а потому небольшая статья «История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана» (1970) стала этапной. В ней: 1) впервые приведены аргументы о существовании темнохвойно-таежной фазы в плиоценовой истории Арктики; 2) подчеркнут гипоарктический характер первичных безлесных ландшафтов равнинной Арктики; 3) указано на связи современных арктических ландшафтов с устойчивой ледовитостью Полярного бассейна; 4) приводятся аргументы в пользу молодости арктической флоры и датируется становление ее рубежом плиоцен—плейстоцена и раннего плейстоцена.

Первая гипотеза, тогда в известной мере провизорная, в настоящее время подтверждается богато документированными палеоботаническими и палеонтологическими находками. Особую значимость Берингийского сектора в арктическом флорогенезе показали годы интенсивнейших трудов Б. А. и его сотрудников и огромный накопленный ими материал, собранный в период исследований севера Дальнего Востока. Гипотеза взаимодействия в Берингии континентальных, субокеанических и океанических комплексов на фоне циклических изменений климата вследствие общеземных причин, а также периодического осушения и погружения обширной Берингийской суши, кроме собственно ботанических данных потребовала привлечения материалов смежных дисциплин — зоологии и палеонтологии, а также данных геологии, климатологии, почвоведения, мерзлотоведения, равно как и участия в исследованиях специалистов весьма отдаленных специальностей, — археологов и антропологов. Палеогеографическая концепция Берингийской суши как «перекрестка путей» миграции элементов наземных и морских флор и фаун поставила проблему Берингии в фокус интересов многих биогеографов северного полушария. В достигнутом синтезе в полной мере выявилась могучая энергия Б. А. как координатора научных сил, ярко проявившаяся в 1968 г. на Всесоюзном совещании «Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие флор и фаун арктических территорий и акваторий» в Ленинграде.

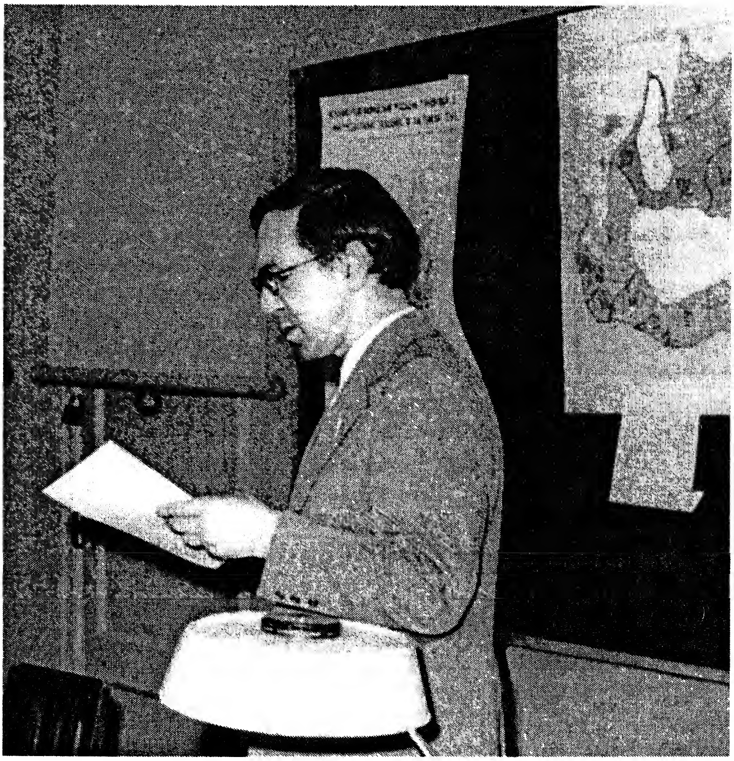


Рис. 2. Доклад на XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, 1975).

С 24 августа по 2 сентября 1969 г. в составе делегации советских ботаников Б. А. принял участие в XI Международном ботаническом конгрессе в г. Сиэтле (штат Вашингтон, США) с докладом «Ботаническая география Северо-Восточной Азии и проблема трансберингийских флористических связей». Ответственность этого выступления была велика, а впечатления о тематике и уровне исследований зарубежных ботаников подтвердили несомненную ценность приоритетов отечественной ботанико-географической школы. Богатство идей и средств для познания Арктики следовало сделать достоянием мира. Поэтому Б. А. был во всеоружии накануне следующего XII Международного ботанического конгресса, который проходил в Ленинграде 3—10 июля 1975 г., и в сотрудничестве с Ан. А. Федоровым стал организатором секции «Флористика и ботаническая география» (рис. 2). Он проделал огромную подготовительную работу по выбору объектов и маршрутов ботанической экскурсии по Северной Якутии и написал двуязычный (англо-русский) путеводитель. В ней стремились принять участие многие гости Конгресса. Экскурсия не состоялась по причинам, далеким от науки. Но стал заметным событием детальный проект флористического деления Арктики на провинции и подпровинции, выполненный совместно с А. И. Толмачевым и О. В. Ребристой и представленный в рамках симпозиума «Флористическое ограничение и разделение Арктики». Впервые предлагалась схема районирования на основе подробных данных о распространении растений, при этом выделение каждого фитохориона подтверждалось взвешенным анализом эндемичных, субэндемичных, дифференциальных и «негативно-дифференциальных» таксонов.

Весьма полемичным стало обоснование выделения Арктической флористической области в качестве самостоятельного фитохориона. Острые дискуссии по проблемам флористики севера возникли в связи с вопросом о ранге рубежа между Азией и Америкой во флористическом делении Арктики. Выявилось значительное совпадение фитогеографических границ в трактовке разных авторов, но обнаружилась и несогласованность в выделении или трактовке широтных элементов флоры в разных секторах циркумполярного фитохориона. Все были единодушны в оценке огромного значения, которое имеет флористическое районирование Арктики для выработки стратегии охраны ее природы и для восстановления истории флоры. Итогом консолидации усилий ботаников разных стран в изучении арктической флоры было призвано стать создание сводки по циркумполярной арктической («панарктической») флоре — предприятие, возможное только на основе международного сотрудничества. Б. А. вошел в состав подготовительного комитета вместе с Дж. Паркером (Канада) и У. Гьяреволом (Норвегия).

Однако (в силу обстоятельств) к «Панарктической флоре» вернулись только к концу 1988 г., во время Международного совещания по научному сотрудничеству в Арктике (Ленинград), по инициативе Б. А., ставшего соруководителем и координатором проекта. В настоящее время создается критический конспект флоры Арктики на основе компьютерной базы данных. Одна из главных целей этой работы — преодоление существующего разнобоя таксономических традиций в разных секторах Арктики. Это право достигнуто опытом создания 10-томной «Арктической флоры СССР», где последовательно и корректно использована категория «подвида», не слишком популярная у ряда таксономистов, но идеально пригодная для молодой флоры Северного полушария. Б. А. внес значительный вклад в этот труд как один из основных авторов и редактор почти половины текста. Завершенная в 1987 г., **«Арктическая флора»** удостоена Государственной премии СССР в 1989 г. Она переведена на английский язык в Канаде и выпускается в свет издательством «Alberta University Press».

Едва ли не главнейшим достоинством **«Арктической флоры»** являются подробные характеристики экологической приуроченности видов. Написанные чрезвычайно выразительно и тонко, они свидетельствуют об исключительной остроте наблюдения в природе. Побывавший во многих районах Арктики, Б. А. был неутомим в самых трудных экспедициях (рис. 3), в которых использовал многие виды транспорта: вертолеты, вездеходы, вельботы, при этом явно предпочитая пешие маршруты. В путешествиях он не замечает тяжести условий. Удаленность на многие сотни километров от людского жилья при отсутствии связи, тучи комаров и мошки, невооруженные выходы на медвежьи тропы, крутые склоны и горные осыпи, быстрые порожистые реки, перекатывающие под ногами валуны, снег, в середине лета покрывающий цветущую тундру, дожди, ветер, туманы, словом, никакие силы не могли помешать работе. В непогоду, когда невозможно даже высунуться из палатки («режим полярника во время пурги», по словам Толмачева), он, не теряя времени, восполняет пробелы в полевом дневнике. Точно так же, как на Чукотке, он стремился охватить густой сетью маршрутов и Аляску, где впервые побывал летом 1980 г., а также другие области зарубежной Арктики — Канадский Арктический Архипелаг (1990, 1999), Норвегию (1995).

Важное методологическое значение имеет разрабатываемая Юрцевым концепция флоры как иерархически дифференцированной системы местных популяций всех видов растений данной территории, что продолжает традицию метода конкретных флор Толмачева. Понятие о «парциальной флоре» высказано им еще в 1971 г., во время рабочей дискуссии о методе конкретных флор (Ленинград, март 1971). Позднее, когда математик Б. И. Сёмкин принял участие в методической разработке сравнительного изучения флор, потребовалась известная формализация терминов и понятий, «парциальная флора» получила определение как «естественная флора любых экологически своеобразных подразделений ландшафта территории конкретной флоры» (Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1708). Этому предшествовала большая работа на полустационаре Янракыннот (Чукотский п-ов) — одной из самых богатых конкретных флор Арктики, насчитывающей около 450 видов. Здесь в течение нескольких полевых сезонов флористические исследования проецировались на внутриландшафтный уровень. Снегомерная съемка, изучение кислотности почв, микроклиматические исследования сочетались с детальными описаниями растительности

Рис. 3. В экспедиции на Чукотке.

и сравнением списков видов. В результате была разработана система иерархических единиц, включающих: мегаэкотоп (ландшафт в целом); мезоэкотоп (урочище); микроэкотоп (соответствующий фации в терминах ландшафтоведения). Этот метод оказался практически ценным для заповедных территорий при выявлении эколого-географической структуры биологического разнообразия. Б. А. считает синтез флористического и фитоценотического подхода к растительному покрову одной из важнейших своих идей, истоки которой лежат в двух ипостасях его научных интересов — геоботаники и систематики, восходят к учению В. И. Вернадского о «живом веществе» и биосфере.

Обсуждение некоторых упомянутых (и многих неназванных) проблем происходило на шести рабочих совещаниях (школах) по сравнительной флористике: в 1971 г. в Ленинграде; в 1983 г. в Неринге (Куршская коса, Литва); в 1988 г. — в окрестностях Кунгура (Предуралье); в 1993 г. — в Березинском биосферном заповеднике и Минске (Республика Беларусь); в 1998 г. — в Ижевске; в 2000 — в Йошкар-Оле. Педагогическое значение этих выездных совещаний трудно переоценить. Они дают импульс мысли и стимулируют творчество многих ботаников, включая сотрудников заповедников и преподавателей ВУЗов, в силу обстоятельств, лишенных возможности консультироваться или работать в крупных ботанических центрах России. Успеху совещаний способствовала обстановка свободной творческой дискуссии, не затухавшей (а иногда разгоравшейся с новой силой) в кулуарах часто далеко за полночь: участники образовывали в период встречи замкнутую «экосистему», свободную от каждодневной рутины городской жизни. Труды совещаний регулярно издаются в виде книги с кленовым листком на обложке.

Изданный как «учебное пособие по спецкурсу» небольшой труд «Основные понятия и термины флористики», написанный в соавторстве с Р. В. Камелиным, ввиду царящей в литературе терминологической неразберихи впервые получил двухрядную структуру: 1) система понятий (безотносительно к терминологии) на основе последовательного дедуктивного деления понятий «флора» и «элемент флоры»; 2) перечень синонимичных терминов, употреблявшихся в литературе для каждой логической ступени деления этих понятий, с выделением одного-двух рекомендуемых авторами книги, с их подробными комментариями. Сложность и многомерность объекта —

причина громоздкости некоторых формулировок, еще лишенных дидактической ясности. Этот труд отражает неустоявшееся состояние знаний в новом научном направлении, имеющем не одну точку роста. Возможность высказаться имеют все обращающиеся в секцию флоры и растительности Русского ботанического общества (РБО), председателем которой уже много лет является Б. А. Он постоянно ищет интересных докладчиков, и секция особенно интенсивно работала в так называемое «трудное время», когда наука выживала на одном энтузиазме. В активе секции несколько крупных совещаний по проблемам биоразнообразия, охране степного биома и пр. На семинары неоднократно приглашались не только ботаники, но и зоологи, если тема их исследования представляла общебиологический интерес. Среди них Н. Н. Воронцов, В. В. Жерихин, А. С. Раутиан, В. А. Красилов, И. Я. Павлинов и многие другие.

Чувство вдохновения как условие полнокровной жизни и фантазия как важная составная часть научного творчества — таковы основные свойства Б. А., ценимые им самим в других людях. Многообразие трудов Юрцева есть следствие многогранности его натуры. Его сознание обладает высокоразвитой функцией синтеза, а научное творчество — полифонией. Роль музыки, столь любимой им, здесь очевидна. Темы научных интересов, заявленные в начале деятельности, получают мощное развитие в позднейших работах. В этом смысле показательно изучение реликтовых степных сообществ. Б. А. наблюдал их во всех подзонах тундровой зоны в условиях континентального климата. Им предложены оригинальные палеогеографические реконструкции ландшафтов и растительности Берингии в холодно-сухие, холодно-гумидные и тепло-влажные этапы ее четвертичной истории. Впервые им обоснована концепция «тундростепной мозаики» растительности Берингии в холодно-сухие эпохи. На этом фоне особенно значителен анализ адаптивной эволюции бобовых (в том числе остролодочников) и выявленные им колоссальная асимметрия в распределении их видов между приатлантическим и притихоокеанским (Мегаберингия) секторами, крайне неравномерное участие во флорогенезе разных родов и огромный вклад бобовых в эндемизм арктической флоры. Эти новейшие материалы и многие другие, еще не успевшие появиться в печати, ждут новых оценок, из них произрастают новые идеи.

Мы от души желаем здоровья и сил Борису Александровичу, и надеемся на его зоркость, различающую все новые и новые детали в величественной картине эволюции природы Арктики и Субартики.

СПИСОК РАБОТ Б. А. ЮРЦЕВА

1951. Некоторые данные о корневых системах травянистых многолетников подмосковных широколиственных лесов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. Вып. 4. С. 80—85.

1959. Материалы к систематике арктических остролодочников // Бот. матер. Герб. БИН. Т. 19. С. 233—273.

Высокогорная флора горы Сокуйдах и ее место в ряду горных флор арктической Якутии // Бот. журн. Т. 44. № 9. С. 1171—1177.

1960. О сопряженном распространении шмелей и бобовых в Арктике // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. Вып. 3. С. 53—62. (Совместно с Д. В. Панфиловым, В. Ф. Шамуриным).

1961. Американо-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе высокогорных флор Северо-Востока Сибири // II Всесоюз. совещ. по вопр. изуч. и освоен. флоры и растит. высокогорий. Тез. докл. С. 24—27.

Lesquerella arctica (Wormskj.) Wats. в Сибири // Бот. матер. Герб. БИН. Т. 21. С. 148—157.

О новых видах остролодочников из Сибири // Бот. матер. Герб. БИН. Т. 21. С. 259—270.

К характеристике подзоны северо-таежных лиственничников в западной части бассейна р. Яны // Матер. по растительности Якутии. Л.: Наука. С. 222—252.

1962. Еще раз о сопряженном распространении шмелей и бобовых в Арктике // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 67. Вып. 3. С. 130—131. (Совместно с Д. В. Панфиловым, В. Ф. Шамуриным).

О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки // Бот. журн. Т. 47. № 3. С. 317—336.

Ботанико-географические наблюдения у северного предела распространения лиственницы на р. Оленек // Пробл. бот. Вып. 6. М.; Л.: Наука. С. 208—218.

Новый остролодочник из секции *Baicalia* Bge. в горных степях Северо-Восточной Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 66. Вып. 4. С. 34—41. (Совместно с М. Н. Караваевым).

1963. Александр Иннокентьевич Толмачев (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 48. № 12. С. 1845—1856. (Совместно с В. В. Петровским, О. В. Ребристой).

On the Floristic Relation between Steppes and Prairies // Botaniska Notiser, Lund. Vol. 116. Fasc. 3. P. 396—408.

Ranunculus grayi Britt. (*R. pedatifidus* Hook., non Smith.) и его распространение на северо-востоке Азии // Бот. матер. Герб. БИН. Т. 22. С. 112—117. (Совместно с А. И. Толмачевым).

1964. Памяти Владимира Степановича Штепы // Бот. журн. Т. 49. № 5. С. 750—751. (Совместно с В. Д. Александровой, В. В. Васильковой, С. А. Грибовой и др.).

Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. БИН. Сер. 3, геоботаника. Вып. 16. С. 3—82.

О соотношении океанических и континентальных элементов в гольцовых флорах Восточной Сибири // Пробл. Севера. Вып. 8. С. 19—34.

Роды *Helictotrichon*, *Pleuropogon*, *Dupontia*. Характеристика экологии арктических и аркто-гольцовых видов злаков // Арктическая флора СССР. Вып. 2. Л.: Наука. С. 100—102; 109—112; 162—168.

Основные пути эволюции остролодочников секции *Baicalia* Bge. // Бот. журн. Т. 49. № 5. С. 634—648.

Конспект системы секции *Baicalia* Bge. рода *Oxytropis* DC. // Новости систематики высших растений. Т. I. С. 191—218.

On the origin of the hypoarctic floristic complexes of Eurasia and their evolution in the Pleistocene // X Intern. Bot. Congr. Abstr. Part 2. Edinburgh. P. 509—510.

1965. О систематическом положении *Eriophorum japonicum* Maxim. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 70. Вып. 1. С. 127—135.

Ботанико-географический анализ флоры и растительности горного узла Сунтар-Хаята (Верхояно-Колымская горная тундра) // Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Л. 33 с.

Хроника ВБО // Бот. журн. Т. 50. № 4. С. 559—600. (Совместно с А. А. Юнатовым).

В комиссии ВБО по истории флоры и растительности СССР. Обсуждение перспектив разработки в СССР основных проблем истории флоры и растительности аридных и субаридных районов // Бот. журн. Т. 50. № 9. С. 1360—1362.

Новые растения из Восточной Якутии // Новости систематики высших растений. Т. 2. С. 302—307.

1966. *Scirpus* L. — Камыш. Экологические характеристики видов // Арктическая флора СССР. Л.: Наука. Вып. 3. С. 29—31.

Американо-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе арктических и высокогорных флор Северо-Востока Сибири // Проблемы ботаники. Т. 8. Растит. высокогорий и вопр. ее хоз. использования. М.; Л.: Наука. С. 60—68.

Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. Вып. 19. М.; Л.: Наука. 94 с.

[Рец.]. Л. И. Малышев. Высокогорная флора Восточного Саяна. Обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. М.; Л.: Наука, 1965, 367 с. // Бот. журн. Т. 51. № 4. С. 613—618.

Обсуждение перспектив разработки основных проблем истории флоры и растительности севера СССР (Арктика, таежная зона, гольцы) // Бот. журн. Т. 51. № 5. С. 763—759.

Сосудистые растения острова Айон (Чаунская губа) // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л.: Наука. С. 44—57. (Совместно с В. Р. Филиным).

Флора окрестностей бухты Тикси (арктическая Якутия) // Там же. С. 7—39. (Совместно с Б. А. Тихомировым, В. В. Петровским).

Экологические характеристики видов в обработке А. К. Скворцова «Род *Salix* L. — Ивы» // Арктическая флора СССР. Вып. 5.

1967. Ботанико-географические исследования на Западной и Центральной Чукотке в 1964—1966 гг. // Бот. журн. Т. 52. № 7. С. 1031—1043.

Об индикационном значении флористических комплексов на Северо-Востоке СССР // Программа и тез. и аннот. докл. совещ. по пробл. фитоиндикации 24—28 I 1967. Л. С. 47—48. (Совместно с В. В. Петровским).

1968. Ботанико-географические данные о положении полярного побережья Северо-Восточной Сибири в плейстоцене // Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий. Матер. к симп. 1—6 апреля 1968 г. Ленинград. Л.: Наука. С. 147—149.

Возникновение и развитие арктической флоры в их связи с историей Полярного бассейна // Там же. С. 133—136. (Совместно с А. И. Толмачевым).

О значении флоры о. Врангеля для реконструкции ландшафтов шельфовых территорий // Там же. С. 106—108. (Совместно с В. В. Петровским).

Общие и региональные вопросы изучения истории растительного покрова // Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука. С. 82—94.

Основные моменты четвертичной истории флоры Берингийской Чукотки (по ботанико-географическим данным) // Пробл. изуч. четвертичного периода. Тез. докл. Хабаровск. С. 129—132.

Степные сообщества Чукотской тундры и вопрос о плейстоценовой «тундростепи» // Там же. С. 133—135.

Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых) // Бот. журн. Т. 53. № 11. С. 1531—1542. (Совместно с П. Г. Жуковой).

Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука. 235 с.

1969. Симпозиум по вопросам Кайнозойской истории Северного Ледовитого океана, флор и фаун его акватории и побережий // Бот. журн. Т. 54. № 10. С. 1622—1630.

Phytogeography of North-Eastern Asia and the problem of transberingian floristic interrelations // XI Intern. Bot. Congr. Abstr. Seattle. P. 246.

1970. Ботанико-географические исследования на Чукотке // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар. С. 52—59.

Значение флоры о. Врангеля для реконструкции ландшафтов шельфовых территорий // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометиздат. С. 509—515. (Совместно с В. В. Петровским).

История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Там же. С. 87—100. (Совместно с А. И. Толмачевым).

О положении полярного побережья Северо-Восточной Сибири в плейстоцене (по ботанико-географическим данным) // Там же. С. 494—499.

О новых видах растений с Чукотки // Новости систематики высших растений. Т. 6. (1969). С. 302—320.

Заметки о видах рода *Oxytropis* DC. из Восточной Сибири // Там же. С. 161—166.

О работе и решениях XI Международного Ботанического Конгресса // Бот. журн. Т. 55. С. 762—769.

1971. К познанию флоры центральной части плато Путорана (Средне-Сибирское плоскогорье) // Бот. журн. Т. 56. № 7. С. 982—988. (Совместно с О. Н. Мироненко, В. В. Петровским).

О географических связях и происхождении флоры плато Путорана (Средне-Сибирское плоскогорье) // Бот. журн. Т. 56. № 9. С. 1263—1271. (Совместно с О. Н. Мироненко, В. В. Петровским).

Об индикационном значении флористических комплексов на Северо-Востоке СССР // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука. С. 15—31. (Совместно с В. В. Петровским).

[Рец.] D. M. Hopkins. The Cenozoic history of Beringia. A synthesis. (1967). In: The Bering Land Bridge. Ed. D. M. Hopkins. 1968. Stanford University Press. Stanford, California, 495 p. // Бот. журн. Т. 56. № 8. С. 1220—1224.

Роды *Silene* L., *Lychnis* L., *Gypsophila* L., *Delphinium* L., *Aconitum* L. // Арктическая флора СССР. Вып. 6. С. 84—107; 116—119; 141—143.

[Рец.] «Severnyi Ledovityi Okean i yego poberezhye v Kainozoye». (Arctic Ocean and its coast in the Cainozoic. In Russian), ed. by A. I. Tolmatchev, Gidrometioizdat. L., 1970, 562 p. // Biological Conservation. Vol. 3. N 4.

1972. Ботанико-географические наблюдения на тихоокеанском побережье Северной Калифорнии (США). Сообщение 1 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 77. Вып. 1. С. 66—75.

Ботанико-географические наблюдения на тихоокеанском побережье Северной Калифорнии (США). Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 77. № 2. С. 76—89.

Тревожный сигнал о состоянии крупных систематических коллекций // Бот. журн. Т. 57. № 9. С. 1179—1180.

Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований // Бот. журн. Т. 57. № 11. С. 1455—1468.

Новый вид из секции *Cardaminella* Prantl рода *Cardamine* L. с Чукотского полуострова // Новости систематики высших растений. Т. 9. С. 183—185.

Степные сообщества Чукотской тундры и проблема плейстоценовой «тундростепи» // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука. С. 471—479.

Phytogeography of Northeastern Asia and the problem of transberingian floristic interrelations // Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam: Elsevier Publishing Company. P. 19—54.

Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии // Бот. журн. Т. 57. № 1. С. 50—63. (Совместно с П. Г. Жуковой).

Новые таксоны из Северо-Восточной Азии // Бот. журн. Т. 57. № 6. С. 644—647. (Совместно с Н. Н. Цвелёвым).

Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. Т. 57. № 7. С. 765—778. (Совместно с Ю. П. Кожевниковым, А. А. Нечаевым).

1973. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. Т. 58. № 7. С. 945—964.

Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии (в ботанико-географическом освещении) // Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое. Тез. докл. Всесоюзн. симп. Хабаровск. С. 5—10.

[Рец.]. Берингийский мост суши. Сборник статей под ред. Д. М. Хопкинса. Стенфорд, Калифорния. 1967 // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 40. С. 149—164.

Дискуссии об отношении комплексного ботанико-географического районирования к неботаническим видам природного районирования // Бот. журн. Т. 58. № 1. С. 162—170. (Совместно с И. Н. Сафроновой).

Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. 2 // Бот. журн. Т. 58. № 12. С. 1742—1753. (Совместно с А. К. Сытиным, Н. А. Секретаревой).

Флористические находки в Чукотской тундре. 1 // Новости систематики высших растений. Т. 10. С. 283—324. (Совместно с А. В. Галаниным, Т. Г. Дервиз-Соколовой, А. Е. Катениным и др.).

Гербарии: значение для общества, современное состояние, перспективы // Изв. АН СССР. Сер. биол. № I. С. 5—12. (Совместно с Е. М. Лавренко, А. К. Скворцовым, А. Л. Тахтаджяном и др.).

Флористические исследования в Советской Арктике на современном этапе // Тез. докл. V Делегатского съезда Всесоюзн. бот. общ-ва. Киев. С. 162—164. (Совместно с А. И. Толмачевым, В. В. Петровским, О. В. Ребристой).

The problems of the Late Cenozoic paleogeography of Beringia as elucidated by the phytogeographic data // The Bering Land Bridge and its role for the history of holarctic floras and faunas in the Late Cenozoic. Khabarovsk. P. 1—7.

1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука. 159 с.

Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь» // Бот. журн. Т. 59. № 4. С. 484—501.

Краткий обзор докладов на Всесоюзном совещании по проблемам Берингийской суши (Хабаровск, 10—15 V 1973) // Бот. журн. Т. 59. № 5. С. 766—773.

Дискуссия на тему «Метод конкретных флор в сравнительной флористике» // Бот. журн. Т. 59. № 9. С. 1399—1407.

Три новых таксона с Чукотки и Аляски // Бот. журн. Т. 59. № 10. С. 1452—1453.

Вклад А. И. Толмачева в ботаническую географию, флористику и систематику (к 70-летию со дня рождения и 52-летию научной деятельности) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. Вып. 3. С. 138—147.

(Карты и аннотации 50 видов) // Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск: Наука. 335 с. (В соавторстве с Н. Н. Тараскиной, Т. В. Плиевой, Н. В. Матвеевой и др.).

Флора Ольского базальтового плато (Колымско-Охотский водораздел) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. № 2. С. 59—70. (Совместно с А. П. Хохряковым).

1975. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. Т. 60. № 1. С. 69—83.

Координация исследовательских программ разной интенсивности как подход к комплексному изучению биосферы // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 4. С. 618—623.

Сем. *Fumariaceae* DC., роды *Ermania* Cham. ex Botsch., *Gorodkovia* Botsch. et Karav., *Smelovskia* C. A. Mey., *Arabidopsis* Heynh., *Lesquerella* Wats., *Thlaspi* L. // Арктическая флора СССР. Вып. 7. С. 32—38; 53—59; 61—69; 103—105; 163—166.

Координация исследовательских программ разной интенсивности как подход к комплексному биогеографическому и биогеоценологическому изучению крупных территорий // Изв. ВГО. Т. 107. № 5. С. 404—410.

Путеводитель ботанической экскурсии в Северо-Восточную Якутию. Л. 37 с. (Совместно с В. Н. Андреевым, В. Н. Перфильевой, З. П. Савкиной).

Анализ флоры Ольского плато (в связи с историей растительного покрова Колымского нагорья) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. Вып. 2. С. 120—133. (Совместно с А. П. Хохряковым).

Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III // Бот. журн. Т. 60. № 2. С. 233—247. (Совместно с П. Г. Жуковой, Т. В. Плиевой, В. Ю. Разживиным и др.).

Новые флористические находки в Чукотской тундре (1973 г.) // Бот. журн. Т. 60. № 6. С. 831—842. (Совместно с В. В. Петровским, А. В. Галаниным, А. Е. Катениным и др.).

Флористические находки в Чукотской тундре. 2 // Новости систематики высших растений. Т. 12. С. 301—335. (Совместно с А. В. Галаниным, Т. Г. Дервиз-Соколовой, А. Е. Катениным и др.).

Новый вид *Eritrichium* (*Boraginaceae*) из Колымского нагорья // Бот. журн. Т. 60. № 4. С. 506—509. (Совместно с А. П. Хохряковым).

(Тексты по 10 видам, карты по 4 видам) // Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука. 203 с.

Problems of floristic delimitation and subdivision of the Arctic. // Тез. докл. XII МБК, 3—10 июля 1975. 1. Л.: Наука. С. 124. (Совместно с A. I. Tolmatchev, O. V. Rebristaya).

Rare and vanishing plant species of the USSR // Там же. 2. С. 540. (Совместно с R. V. Kamelin, V. N. Tikhomirov).

Botanical Excursion Guide. North-Eastern Yakutia. Leningrad. 44 p. (Совместно с V. N. Andreev, V. N. Perfilyeva, Z. P. Savkina).

1976. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. Труды МОИП. Т. 42. М.: Наука. С. 9—44.

Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных // Берингия в кайнозое. Матер. Всесоюзн. симп. «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое». Хабаровск, 14—15 мая 1973. Владивосток. С. 101—120.

Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез // Там же. С. 202—212.

Общие и региональные вопросы флорогенетики (к обсуждению книги Р. В. Камелина «Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии». Л.: Наука. 1973: 1—345) // Бот. журн. Т. 61. № 10. С. 1468—1478.

[Рец.]. Askell Love and Doris Love. Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. Vaduz, J. Cramer, 1975. 598 p. // Бот. журн. Т. 61. № 12. С. 1790—1801.

Новые данные по фитогеографии хребта Черского // Биол. пробл. Севера. VII Симп. Ботаника. Тез. докл. Петрозаводск. С. 267—269.

Секторальная дифференциация арктической флоры // XXIII Междунар. геогр. конгресс. Тез. докл. симп. География полярных стран. Ленинград 22—26 июля 1976 г. Л.: Гидрометеоиздат. С. 85—88. (Совместно с А. И. Толмачевым, О. В. Ребристой).

Sectoral differentiation of the arctic flora // Там же. (Совместно с A. I. Tolmachev, O. V. Rebristaya).

Секция 7. «Флористика и ботаническая география» (научная хроника XII МБК) // Бот. журн. Т. 61. № 6. С. 787—795. (Совместно с Е. В. Мордак, Н. И. Имханицкой, В. А. Самылиной).

1977. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 125—138.

Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии // Бот. журн. Т. 62. № 6. С. 832—847.

Новый вид рода *Oxytropis* DC. из субарктической Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. Вып. 3. С. 134—135.

Два новых вида рода *Oxytropis* DC. (секция *Orobia* Bunge) из Северо-Восточной Азии // Бот. журн. Т. 62. № 11. С. 1620—1623. (Совместно с А. П. Хохряковым).

1978. Два новых вида рода *Oxytropis* DC. из секции *Baicalia* Bunge с Чукотки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 83. Вып. 1. С. 124—130.

Предисловие // Арктическая флористическая область. Л.: Наука. С. 5—8.

Послесловие редактора // Там же. С. 153—160.

Флористическое ограничение и разделение Арктики // Там же. С. 9—104. (Совместно с А. И. Толмачевым, О. В. Ребристой).

Некоторые вопросы типологии степных сообществ Северо-Восточной Азии // Бот. журн. Т. 63. № 11. С. 1566—1578.

По поводу замечания в статье Ю. П. Кожевникова «Флористическое районирование основания Чукотского полуострова» // Бот. журн. Т. 63. № 12. С. 1819.

Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова // Бот. журн. Т. 63. № 8. С. 1132—1144. (Совместно с П. Г. Жуковой).

Новый вид рода *Suaeda* Forsk. (*Chenopodiaceae*) с побережья Западной Чукотки // Бот. журн. Т. 63. № 3. С. 370—372. (Совместно с В. В. Петровским).

Флористические находки на Центральной, Восточной и Южной Чукотке (1974 и 1976 гг.) // Бот. журн. Т. 63. № 5. С. 625—636. (Совместно с С. А. Баландиным, А. Е. Катениным, А. А. Коробковым и др.).

Ботанико-географическая характеристика южной Чукотки // Комаровские чтения. Вып. 26. Владивосток. С. 3—62.

1979. Флористические находки в бассейне Анадыря (1977 г.) // Бот. журн. Т. 64. № 5. С. 609—622. (Совместно с А. А. Коробковым).

Два новых вида р. *Oxytropis* DC. (секция *Caeciabia* Bunge) с Северо-Востока Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. Вып. 1. С. 99—105.

Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщение 1 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122. (Совместно с В. В. Петровским, А. А. Коробковым, Т. М. Королевой и др.).

Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. Вып. 6. С. 74—83. (Совместно с В. В. Петровским, А. А. Коробковым, Т. М. Королевой и др.).

Фрагмент лесостепного ландшафта в среднем течении Индигирки // Биол. пробл. Севера. VIII симпоз. Тез. докл. Апатиты. С. 67—69.

Прогноз изучения и охраны воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера // Экологическое прогнозирование. М.: Наука. С. 14—52. (Совместно с М. Г. Гельбергом, А. А. Кищинским, Т. Г. Полозовой и др.).

Реликты криоксеротических ландшафтов Берингии в современном растительном покрове Северо-Восточной Азии // XIV Междунар. Тихоокеанский научн. конгр. Хабаровск, 1979. Ком. С-география. Ком. Д-экосистемы тихоокеанских островов. Тез. докл. М. С. 228—229.

Острова пролива Сенявина — уникальный природно-культурный комплекс // Природа. № 9. С. 91—97. (Совместно с Л. С. Богословской, М. А. Членовым).

Relicts of the cryoxeric landscapes of Beringia in the plant cover of the NE Asia // XIV Pacific science congress. Committee C-Geography, Committee D-Pacific islands ecosystems. (Abstracts of reports). Moscow.

An annotated list of plants inhabiting sites of natural and anthropogenic disturbances of tundra cover: southernmost Chukchi Peninsula // Biol. Papers of the University of Alaska. N 20. June. P. 1—17. (Совместно с А. А. Korobkov).

1980. Предисловие // Арктическая флора СССР. Вып. 8. Ч. 1. Л.: Наука. С. 5—7.

Роды *Phlox* L., *Dracocephalum* L. // Там же. С. 223—227; 249—250.

Характеристика сем.*Ericaceae* Juss. // Там же. С. 105—106.

Эколого-географическая характеристика таксонов в обработках других авторов (роды *Harrimanella*, *Cassiope*, *Bryanthus*, *Arctous*, *Arctostaphylos*, *Rhododendron*, *Ledum*, *Andromeda*, *Vaccinium*) // Там же. (Совместно с В. М. Виноградовой, Ю. Л. Меницким).

Род *Thymus* L. (эколого-географические характеристики видов и рода) // Там же. (Совместно с Ю. Л. Меницким).

(Тексты аннотаций и карты к 12 видам) // Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука. 224 с.

Новый вид и подвид *Poa* (*Poaceae*) с Южной Чукотки // Бот. журн. Т. 65. № 10. С. 1465—1466. (Совместно с Н. Н. Цвелёвым).

Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. Т. 65. № 12. С. 1706—1718. (Совместно с Б. М. Сёмкиным).

О создании природно-культурного заповедника в районе пролива Синявина // Научно-практическая конференция «Комплексное экономическое и социальное развитие Магаданской области в ближайшей и долгосрочной перспективе». Тез. докл. и сообщений. Секция 11. Магадан. С. 13—15. (Совместно с Л. С. Богословской, М. А. Членовым).

1981. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии (Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии). Новосибирск: Наука. 168 с.

Региональный список редких и исчезающих видов для арктических районов СССР (включая часть субарктических горных территорий Северо-Востока СССР. Аннотация 27 арктических и субарктических видов // Редкие и исчезающие растения флоры СССР, нуждающиеся в охране. 2-е изд. Л.: Наука. С. 6; 140; 144—145.

Семь новых таксонов цветковых растений из Северо-Восточной Азии и соседних территорий // Бот. журн. Т. 66. № 7. С. 1041—1046.

Растительный покров полярной безлесной области: перспективы изучения и охраны // Проблемы экологии полярных областей. М.: Наука. С. 34—45.

Распределение криофитов (К) во флорах Чукотской тундры (Ч) // Биологич. пробл. Севера. IX симп. (тез. докл.). Ч. I. Сыктывкар. С. 50.

Введение // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова (гидрология, структура растительности, автотрофные компоненты). Л.: Наука. С. 3—7.

К истории формирования растительного населения термальных источников Чукотки (Гл. VI) // Там же. С. 122—130.

Заключение // Там же. С. 131—137.

Парциальная флора окружения горячих ключей: сосудистые растения (Гл. V) // Там же. С. 94—121. (Совместно с Т. Г. Полозовой).

Номенклатурные изменения во флоре Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 6. С. 99—106. (Совместно с В. В. Петровским).

А. И. Толмачев (1903—1979) // Бот. журн. Т. 66. № 5. С. 754—756. (Совместно с Н. А. Миняевым, О. В. Ребристой, В. М. Шмидтом).

1982. Реликтовые сообщества Чукотской тундры, нуждающиеся в охране // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем: Матер. I Всесоюзн. конф. по охране редких растительных сообществ. М., 29 IV 81. С. 30—33.

Дифференциация криофильных видов *Oxytropis* § *Arctobia* в Мегаберингии // VIII Всесоюзн. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий». Тез. докл. Свердловск. С. 54—55.

Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Степи Восточной Аляски: реликты «тундростепей» Берингии // XI конгр. INQUA. Москва, август 1982. Тез. докл. Т. 1. С. 312—313.

Реликты тундростепных ландшафтов Берингии в растительном покрове Северо-Восточной Азии // Палинологические методы в стратиграфии и палеогеографии. Матер. III межвед. Семинара по палинологическим исследованиям. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР. С. 3—14.

Новый вид *Astragalus igoschinae* (*Fabaceae*) с Полярного Урала // Бот. журн. Т. 67. № 9. С. 1285—1289. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Тнэквеемская чозениевая роща на севере Нижне-Анадырской низменности // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М.: Наука. С. 232—248. (Совместно с Н. А. Секретаревой).

Хромосомные числа некоторых растений Северо-Восточной Якутии (бассейн среднего течения реки Индигирки) // Бот. журн. Т. 67. № 6. С. 778—787. (Совместно с П. Г. Жуковой).

Steppes of eastern Alaska: the relicts of «tundra-steppes» of Beringia // XI Conrg. INQUA. Moscow, August 1982.

Relicts of the xerophyte vegetation of Beringia in northeastern Asia // Paleoecology of Beringia. New York: Academic Press. P. 157—177.

The state of the Northeastern Siberian polar coast in the Pleistocene (from the botanic and geographic data) // The Arctic Ocean and its coast in the Cenozoic era. Translated from Russian. New Delhi: Amerind Publishing. P. 493—499.

Arctic Flora and its historical link with the Arctic Ocean // Там же. P. 82—95. (Совместно с A. I. Tolmachev).

Significance of the Wrangel Island flora for the reconstruction of shelf landscapes // Там же. P. 510—516. (Совместно с V. V. Petrovsky).

1983. О количественной оценке «веса» видов при флористическом районировании // Бот. журн. Т. 68. № 9. С. 1145—1152.

Современные проблемы охраны растительного покрова полярной безлесной области // География и природные ресурсы.

Степи Аляски и Северо-Восточной Сибири: проблема обмена через Берингию // Биологические проблемы Севера. Тез. X. Всесоюзн. симп. Ч. 1. Магадан. С. 72—73.

Географические популяции как объект флористики // Тез. докл. V Делегатск. съезда ВБО. Донецк, 11—14 VIII 1983. Л.: Наука. С. 58.

Растительный покров полярной безлесной области: проблемы изучения и охраны // Проблемы экологии полярных областей. М.: Наука. С. 34—45.

Предисловие. Список работ, цитируемых в выпусках VIII—X (редакция кн.) // Арктическая флора СССР. Вып. 8. Ч. 2. Л.: Наука. С. 5; 36—40. (Совместно с О. В. Ребристой).

Biogeographic significance of steppe vegetation in subarctic Alaska // Permafrost. 4 Intern. conf. Proc. Washington: Nat. Acad. Press. P. 883—888. (Совместно с D. F. Murray, B. M. Murray, R. Howenstein).

1984. Вопросы охраны редких видов и растительных сообществ Чукотской тундры // Общие проблемы охраны растительности. Матер. Всесоюзн. совещ. «Охрана растительного мира северных регионов». Сент. 1982. Т. 1. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР. С. 131—135.

Ботанико-географическая характеристика степной растительности Внутренней Аляски // Бот. журн. Т. 69. № 6. С. 743—752.

Лесостепные мезоландшафты южных склонов в северо-таежных районах Восточной Аляски // Бот. журн. Т. 69. № 7. С. 881—889.

Ботанико-географические наблюдения в континентальных таежных районах Восточной Аляски. Сообщение 1 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. Вып. 5. С. 117—127.

То же. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. Вып. 6. С. 62—73.

Некоторые вопросы изучения адаптации растений к условиям полярной безлесной области // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Тез. докл. (Всесоюзн. совещ. Таллин, 27—30 ноября 1984). С. 207—212.

Флоры и наземные экосистемы // Современные пробл. географии экосистем (Тез. докл. Всесоюзн. совещ.). М.: Ин-т географии АН СССР. С. 33—35.

(Тексты и карты по 9 видам растений) // Красная книга СССР. 2 изд. Т. 2. М.: Лесная промышленность. 478 с.

Предисловие // Арктическая флора СССР. Вып. 9. Ч. I. Л.: Наука. С. 5—6.

Род *Potentilla* L. // Там же. С. 137—234.

Род *Chamaerhodos* Bunge // Там же. С. 236—240.

Род *Sieversia* Willd. // Там же. С. 240—242.

Род *Novosieversia* F. Bolle // Там же. С. 242—246.

Род *Acomastylis* Greene // Там же. С. 247—249.

Род *Dryas* L. // Там же. С. 250—286.

Общая характеристика рода *Saxifraga* L. // Там же. С. 24—28. (Совместно с О. В. Ребристой).

Общая характеристика сем.*Rosaceae* Juss. // Там же. С. 102—105. (Совместно с В. Н. Гладковой).

Новые таксоны семейства *Poaceae* с Северо-Востока СССР // Бот. журн. Т. 69. № 5. С. 688—692. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Новые виды одуванчиков (*Taraxacum* Wigg., *Asteraceae*) флоры СССР // Новости систематики высших растений. Т. 21. С. 187—202. (Совместно с Н. Н. Цвелёвым).

Problems of the Late Cenozoic paleogeography of Beringia in light of phytogeographic evidence // Beringia in Cenozoic Era. Translated from Russian. New Delhi: Amerind Publishing. P. 129—153.

Beringia and its biota in the Late Cenozoic: a synthesis // Там же.

1985. Конспект системы и новые таксоны секции *Arctobia* рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 70. № 3. С. 394—397.

Ботанико-географические подзоны тундровой зоны (карта м. 1 : 20 000 000 и пояснительный текст) // Атлас Арктики. М.: ГУГК. С. 125. (Совместно с О. В. Ребристой).

Районирование Арктической флористической области (карта м. 1 : 20 000 000 и пояснительный текст) // Там же. С. 126. (Совместно с О. В. Ребристой).

Проблемы охраны ботанических объектов в Чукотской тундре // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука. С. 245—271. (Совместно с А. Е. Катениным, А. А. Коробковым).

1986. Предисловие // Арктическая флора СССР. Вып. 9. Ч. 2. Л.: Наука. С. 5.

Сем. *Leguminosae* Juss. (общая характеристика, табл. для определения родов) // Там же. С. 6—9.

Род *Caragana* Fabr. // Там же. С. 18—20.

Род *Astragalus* L. // Там же. С. 20—61.

Род *Oxytropis* D. C. // Там же. С. 61—146.

Род *Hedysarum* L. // Там же. С. 146—160.

Addenda // Там же. С. 178—182.

Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения. Вып. 33. Владивосток. С. 3—53.

Дифференциация видов секции *Arctobia* рода *Oxytropis* в Мегаберингии // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С. 90—100.

Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений: Межвуз. сборн. науч. трудов. М.: МГПИ. С. 9—23.

Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий Арктики // Всесоюзн. совещ. «Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях». Тез. докл. М. С. 146—148.

Мегаберингия как арена видообразования криофитов // Ботаника, физиология и биохимия раст., кормопроизводство: Тез. докл. XI Всесоюзн. симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск. Вып. 2. С. 36—38.

Megaberingia as an area of differentiation in cryophytes // IOPB Symposium. Differentiation Patterns in Higher Plants.

1987. Предисловие // Арктическая флора СССР. Вып. 10. Л.: Наука. С. 5—7.

Род *Viburnum* L., Сем. *Campanulaceae* Juss., Сем. *Compositae* Giseko (общая характеристика) // Там же. С. 24—25; 39—57.

Род *Taraxacum* Wigg. (общая характеристика). Секция 4 *Arctica* Dahlst. рода *Taraxacum* Wigg. // Там же. С. 264—267; 296—317. (Совместно с Н. Н. Цвелёвым).

Роды *Aster* L., *Erigeron* L., *Leontopodium* R. Br. ex Cass. // Там же. С. 67—84; 257—258. (Совместно с В. В. Петровским).

Род *Senecio* L. // Там же. С. 196—236. (Совместно с А. А. Коробковым).

Предисловие // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Матер. II рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л.: Наука. С. 3—10.

Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Там же. С. 13—28.

Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Там же. С. 47—66.

Программы флористических исследований разной степени детальности // Там же. С. 219—241. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Очерк системы основных понятий флористики // Там же. С. 242—266. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Бот. журн. Т. 72. № 5. С. 581—588.

Вид центральноазиатского рода *Hedinia* (*Brassicaceae*) на Западной Чукотке // Бот. журн. Т. 72. № 8. С. 1031—1041. (Совместно с А. А. Коробковым, С. А. Баландиным).

Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере о. Врангеля) // Бот. журн. Т. 72. № 11. С. 1436—1447.

[Текст по 14 видам] // Красная книга РСФСР. М.: Агропром СССР. 590 с.

1988. Флористический и фитоценологический подходы к растительному покрову: соотношение, проблемы синтеза // Журн. общ. Биологии. Т. 49. № 4. С. 437—450.

Проблема выделения тундрового типа растительности // Актуальные вопросы ботаники в СССР // Тез. докл. VII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука. С. 270.

Основные направления современной науки о растительном покрове // Бот. журн. Т. 73. № 10. С. 1380—1396.

Два новых гибридогенных таксона из рода *Potentilla* (*Rosaceae*) в Северо-Восточной Азии // Бот. журн. Т. 73. № 11. С. 1612—1617.

Новый вид рода *Oxytropis* из секции *Baicalia* (*Fabaceae*) и проблема континентальных реликтов во флоре острова Врангеля // Бот. журн. Т. 73. № 12. С. 1649—1661.

Криоксерогалофитные сообщества о. Врангеля: реликты криоаридных эпох арктической Берингии // Охрана гено- и ценофонда травяных биогеоценозов (информационные материалы). Свердловск. С. 128—129.

Предисловие редактора. Таблица I // А. И. Пуляев. Флора заповедника «Остров Врангеля» (оперативно-информационные материалы). Сер.: Флора и фауна заповедников СССР. М. С. 5—8; 47—49.

Людмила Николаевна Тюлина (к 90-летию со дня рождения) // Лесоведение № 3. С. 75—77. (Совместно с Г. И. Галазием, В. Н. Моложниковым, Л. К. Поздняковым, А. И. Уткиным).

Памяти Владимира Николаевича Андреева (7 V 1907—29 IX 1987) // Бот. журн. Т. 73. № 10. С. 1495—1499. (Совместно с Г. В. Денисовым, Т. Ф. Галактионовой, Б. Н. Нориным и др.).

1989. Два новых таксона злаков (*Poaceae*) с острова Врангеля // Бот. журн. Т. 74. № 1. С. 110—115.

Структура и организация растительного покрова на уровне ландшафта // Точки роста современной геоботаники. Л.

Плакорные арктические тундры о. Врангеля (окрестности бухты Сомнительной) // Бот. журн. Т. 74. № 3. С. 298—313.

Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля. Сообщение I // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 3. С. 79—88. (Совместно с Т. Г. Полозовой, Н. А. Секретаревой).

Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 4. С. 116—126. (Совместно с Т. Г. Полозовой, Н. А. Секретаревой).

Старейший геоботаник Советского Союза // Бот. журн. Т. 74. № 6. С. 913—919. (Совместно с А. И. Уткиным).

1990. Быть ли степным заповедникам // Социалистическая Якутия (газета), 30 августа. С. 3.

Вопросы охраны реликтовых сообществ арктических островов и побережий (на примере Чукотской тундры) // Проблемы экологии полярных областей. М.: Наука.

Общая концепция биологического разнообразия: типы и уровни // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. Тез. докл. конф. (Фрунзе, 5—8 июня 1990 г.). Фрунзе: Илим. С. 155—156.

О стратегии сохранения биологического разнообразия // Экологические проблемы охраны живой природы. Тез. Всесоюзн. конф. Ч. 1. М.: Б. и. С. 226—227.

Предисловие // Е. Е. Гогина. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М.: Наука. С. 3—6.

Памяти Веры Даниловны Александровой (30 VIII 1910—16 I 1989) // Бот. журн. Т. 75. № 8. С. 1198—1203. (Совместно с И. Ю. Сумериной).

Panarctic floras // International Organization of Plant Biosystematics. Newsletter. N 14. Zürich. P. 3—7. (Совместно с D. F. Murray).

Vera Danilovna Aleksandrova. 30 August 1910—16 January 1989. In memoriam // Arctic and Alpine Research. Vol. 22. N 1. Boulder. P. 122—123.

On some international biological research projects // Arctic research: Advances and prospects. Part 2. Moscow: Nauka. P. 257—260.

On the biological problem of the Beringia program // Там же. P. 299—301.

1991. Основные понятия и термины флористики. Учебное пособие по спецкурсу. Пермь: Изд-во Пермского гос. ун-та. 81 с. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. Т. 76. № 1. С. 30—41.

Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. Т. 76. № 3. С. 305—313.

Завершение издания «Арктической флоры СССР» как ключевая веха на подступах к «Панарктической флоре» // Бот. журн. Т. 76. № 4. С. 489—498.

Нужна «Лига спасения степей» // Ставропольская правда. 10 июля. № 133.

Гербарии взывают о помощи // Вестн. АН СССР. № 2. С. 131—135. (Совместно с В. Н. Тихомировым, А. К. Скворцовым).

Система мер, необходимых для сохранения степей // Бот. журн. Т. 77. № 2. С. 137—140.

1992. Совещание «Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления» (Ленинград, 20—22 марта 1991 г.) // Бот. журн. Т. 77. № 2. С. 132—137. (Совместно с А. К. Сытиным).

Людмила Николаевна Тюлина (29 X 1897—25 XII 1991) // Бот. журн. Т. 77. № 6, С. 101—102. (Совместно с К. А. Волотовским, А. И. Уткиным).

Рабочее совещание «Панарктические флоры и фауны» (Москва, 25 II—1 III; Ленинград, 4—6 III 1991) // Бот. журн. Т. 77. № 8. С. 140—144.

Совещание «Факторы и механизмы естественных смен растительности» (III—IV 1992, С.-Петербург) // Бот. журн. Т. 77. № 10. С. 102—106.

Второе российско-американское рабочее совещание по проекту «Панарктическая биота» (С.-Петербург, 3—8 II 1992 г.) // Бот. журн. Т. 77. № 11. С. 148—151.

Предисловие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН 14—15 февраля и 14—15 мая 1990 г., Ленинград (СПб.). СПб. С. 3—4.

Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Там же. С. 7—21.

Floristic division of the circumpolar Arctic // The 22nd Arctic Workshop. Progr. abstr. Institute of arctic and alpine research, University of Colorado at Boulder. March 5—9, 1992 / Intern. Workshop on classification of circumpolar Arctic vegetation. Institute of Arctic and Alpine. Univ. of Colorado at Boulder. March 5—9, 1992. Boulder. P. 193—194.

1993. Микропоясный ряд тундровых сообществ северного горного склона (среднее течение р. Паляваам на западе Чукотского нагорья) как отражение градиента нивальности // Бот. журн. Т. 78. № 1. С. 22—44. (Совместно с И. Б. Кучеровым).

Анализ микропоясного ряда тундровых сообществ северного горного склона (запад Чукотского нагорья) // Бот. журн. Т. 78. № 3. С. 11—32. (Совместно с И. Б. Кучеровым).

Новые таксоны рода *Potentilla* (*Rosaceae*) с арктической Аляски // Бот. журн. Т. 78. № 11. С. 78—87.

Степи Евразии: исчезающий биом? // Степи Евразии: проблема сохранения и восстановления. С.-Петербург—Москва. С. 3—6.

Effect of climate change on plant biodiversity in the Arctic // Global change and arctic terrestrial ecosystems: Intern. Conf. 21—26 August 1993 Oppdal, Norway. Abstr. Oppdal: NINA. P. 22.

Oxytropis tananensis — новый вид секции *Baicalia* (*Fabaceae*) из внутренних районов восточной Аляски // Бот. журн. Т. 78. № 9. С. 59—65.

1994. Три локальных флоры карбонатных ландшафтов на северо-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. Т. 79. № 1. С. 34—46. (Совместно с А. Е. Катениным, Г. С. Резвановой).

Сравнительный анализ трех локальных флор на северо-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. Т. 79. № 4. С. 1—12. (Совместно с А. Е. Катениным, Г. С. Резвановой).

О деятельности секции флоры и растительности РБО (1990—1994 гг.) // Бот. журн. Т. 79. № 11. С. 116—121. (Совместно с А. К. Сытиным, О. В. Хитун).

Растительность и минеральный состав почв на карбонатных и кислых породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. Т. 79. № 2. С. 117—127. (Совместно с Н. В. Алексеевой-Поповой, Т. И. Игошиной).

Резолюции I Делегатск. съезда РБО // Бот. журн. Т. 79. № 2. С. 3—5. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Предисловие // Арктические тундры острова Врангеля. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова (РАН). СПб. Вып. 6. С. 3—6.

Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Там же. С. 7—66. (Совместно с В. В. Петровским).

Анализ распределения сообществ на хионо-геоботаническом профиле южного склона горы Тундростепной // Там же. С. 136—167.

Extended summary and Conclusions // Там же. С. 256—272.

Предисловие // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Матер. III рабочего совещания по сравнительной флористике. Кунгур, 1988. СПб.: Наука. С. 3—9.

О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Там же. С. 15—33.

Развитие идей и научных начинаний А. И. Толмачева в современной ботанике // Бот. журн. Т. 79. № 6. С. 1—18.

Douglasia beringensis (*Primulaceae*): A new species from North-Western Alaska // Novon. Vol. 4. N 4. P. 381—385. (Совместно с S. Kelso, D. E. Murray).

Floristic division of the Arctic // Journ. Veg. Sc. Uppsala. IAVS: Opulus Press. Vol. 5. N 6. P. 765—776.

Current research at the Far North Vegetation Cover Dept., Komarov Botanical Inst. Russian Academy of Sciences, 2 Prof. Popov Street, St. Petersburg 197376, Russia // IOPB Newsletter. N 23. Zürich. P. 16—18.

Longitudinal (Sectoral — 2nd level) subdivisions of vegetation subzones of the circumpolar Arctic: the reflection in the 1 : 7.5 mln Scale Map Legend // Proc. 2-nd circumpolar arctic vegetation mapping workshop, Arendal, Norway, 19—24 May 1996. Abstr. Arendal, Norway. P. 63—64.

Russian recomendations from the 1st CAVM Workshop in St. Petersburg // Там же. P. 6—8.

Some new botanical data to the history of Beringia // Bridges of science between North America and the Russian Far East. 45th Arctic sc. conf. 25—27 August 1994, Anchorage, Alaska. 29 August—2 September, 1994, Vladivostok, Russia. Abstr. Book 1.. Vladivostok. P. 268.

1995. Предисловие // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова (РАН). СПб. Вып. 15. С. 3.

Гл. 1. Концепция методологии и методики оценки состояния растительного покрова тундровой зоны и его чувствительности к нарушениям хозяйственной деятельностью // Там же. С. 5—14.

Гл. 5. Методы выявления и изучения рядов дигрессионных и восстановительных смен растительности под влиянием нарушений. Разделы: 5.1. Типы нарушений растительности. 5.2. Основные типы антропогенных смен растительности // Там же. С. 64—80. (Совместно с И. Б. Кучеровым).

Гл. 8. Методы оценки восстановительного потенциала флоры // Там же. С. 136—146.

Сравнительная характеристика минерального состава растений различных экологических групп на серпентинитах Южной Чукотки // Бот. журн. Т. 80. № 3. С. 51—59. (Совместно с И. В. Дроздовой).

Мониторинг биоразнообразия на уровне ландшафта // Совещание «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия». Программа и тезисы докладов. 12—14 апреля 1995 г. С.-Петербург. С. 92.

Генезис некоторых экосистем Берингии (по ботанико-географическим данным) // Межд. симп. «Эволюция экосистем». Москва, 26—30 сентября 1995 г. Тез. Москва: ПИН РАН. С. 132—133.

The origin of some ecosystems of Beringia (according to phytogeographic data) // Ecosystem evolution International symposium. Moscow, 26—30 September 1995. Abstr. Moscow: Palaeontological Inst., RAS. P. 100.

Ботанические данные об условиях обитания мамонта на о-ве Врангеля в голоцене // Первое Международное Мамонтовое Совещание 16—22 октября 1995 г. С.-Петербург, Россия. Тез. докл. СПб. С. 657.

Botanical data on environments that supported the mammoth herd on Wrangel Island in the Holocene // First Intern. Mammoth Symp. Abstr. St. Petersburg. P. 717—718.

Toward a new arctic vegetation map: a review of existing maps // Jour. Veg. Sc. N 6. P. 427—436. (Совместно с D. A. Walker, S. C. Zoltai).

Helictotrichon Bess. ex Roem et Schult. — Oat Grass. *Pleuropogon* R. Br. — Semaphore Grass. *Dupontia* R. Br. — Dupontia // Flora of the Russian Arctic. Vol. 1. Edmonton: The University of Alberta Press. 1 (Translation); P. 179—181, 224—229.

Analysis of differentiation in some key arctic-alpine taxa // VI Intern. Symp. IOPB Variation and evolution in arctic and alpine plants, 29 July—2 August. 1995, Tromso, Norway. Progr. Abstr. Tromso. P. 27.

1996. Факторы таксономического и биохорологического разнообразия (5 совещание Ботанического и Зоологического институтов РАН, С.-Петербург, 12—14 апреля 1995 г.) // Бот. журн. Т. 81. № 4. С. 132—140. (Совместно с А. К. Сытиным).

Scirpus L. — Bulrush (ecological characteristics of sedges) // Flora of the russian Arctic. Vol. 2. Edmonton: The Univ. of Alberta Press. P. 20—21.

Effect of the climate change on the biodiversity of arctic plants // Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems. New York: Springer Verlag. P. 229—244.

Welcome // Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Workshop. Open File Report 96—251. U. S. Department of Interior. U. S. Geol. Survey. St. Petersburg, Russia. March 21—25, 1994. Boulder. Colorado. P. 1—2.

Latitudinal (zonal) and longitudinal (sectoral) phytogeographic division of the circumpolar Arctic in relation to the structure of the vegetation map legend // Там же. P. 77—83.

Atlas of rare endemic circumpolar arctic vascular plants. Anchorage: U. S. Fish and wildlife service. 118 p. (Совместно с S. Talbot. etc.) (Preprint).

Floristic novelties in Beringia: patterns and questions of their origins // Bridges of Science between North America and the Russian Far East. Proc. 45th Arctic Sc. Conf. 25—27 August, 1994, Anchorage, Alaska. 29 August—2 September, 1994, Vladivostok, Russia. Far East Branch—Russian Academy of Sciences. American Association for the Advancement of Science, Arctic and Pacific Divisions. Anchorage—Vladivostok. P. 186—192. (Совместно с D. F. Murray, S. Kelso).

The Origin of Some Beringian Ecosystems on Evidence from phytogeography // Paleontological Journal. Vol. 30. N 6. P. 751—754.

1997. Проблемы организации мониторинга разнообразия растительного мира (на примере Российской Арктики) // Мониторинг биоразнообразия. М.: Б. и. С. 60—69.

Новые таксоны рода *Taraxacum* (секция *Arctica*, *Asteraceae*) // Бот. журн. Т. 82. № 1. С. 112—116.

Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Бот. журн. Т. 82. № 6. С. 60—70.

К 90-летию со дня рождения Владимира Николаевича Андреева (1907—1987) // Бот. журн. Т. 82. № 11. С. 110—112. (Совместно с Н. Г. Соломоновым, Т. Ф. Галактионовой, Н. С. Карповым, А. А. Егоровой, Б. Н. Нориным).

The Pleistocene «tundra-steppe» and the productivity paradox // Prog. Abstr. Beringian Paleoenvironments Workshop. Florissant, Colorado. September 20—23. 1997. Boulder, Colorado. P. 162—163.

Atlas of rare endemic vascular plants of the Arctic. Anchorage. 129 p. Preprint. (Совместно с S. Talbot, etc.).

Analysis of evolutionary differentiation in some key arctic-alpine taxa: *Dryas*, *Oxytropis* sect. *Arctobia* and *Taraxacum* sect. *Arctica* // Opera botanica. Variation and evolution in Arctic and Alpine plants. Proc. VI Intern. Symp. IOPB (Intern. Org. Plant Biosystematists). Copenhagen. N 132. P. 27—37.

Longitudinal (Sectoral — 2nd level) subdivisions of vegetation subzones of the circumpolar Arctic: the reflection in the 1 : 7.5 mln Scale Map Legend // Proc. of the second circumpolar arctic vegetation mapping workshop, Arendal, Norway, 19—24 May 1996, and the CAVM — North America Workshop, Anchorage, Alaska, US, 14—16 January 1997. Boulder, Colorado. P. 12—13.

1998. Предисловие // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. Матер. IV Совещания по сравнительной флористике, Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб.: БИН РАН, РБО. С. 3—9.

Изучение и сохранение биологического разнообразия: вклад сравнительной флористики // Там же. С. 14—34.

Сравнение двух конкретных флор в рамках локальной флоры бухты Сомнительной (остров Врангеля) // Там же. С. 106—118.

Ботанико-географическая характеристика подзоны арктических тундр северного побережья причаунских районов Чукотки // Бот. журн. Т. 83. № 1. С. 28—44.

Некоторые перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI в. // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. Тез докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26—29 мая 1998 г.). СПб.: БИН РАН. Т. 2. С. 184—185.

Флористические критерии // Критерии и методы формирования экологической сети природных территорий. М.: Центр охраны дикой природы СоЭС. Вып. 1. С. 9—11. (Совместно с И. Б. Кучеровым).

Ботанические работы по международной программе «Сохранение арктической флоры и фауны» (CAFF) в 1993—1997 гг. // Природное и культурное наследие Арктики: изучение и сохранение. Тез. докл. симп. памяти Виллема Баренца. Охрана природы Арктики. Т. 1. М. С. 68—69.

Approach to compiling the Russian portion of the circumpolar arctic vegetation map // Proc. Third Intern. circumpolar arctic vegetation mapping Workshop. Anchorage, Alaska, 3—7 June, 1998. P. 33—35. (Совместно с S. S. Kholod, A. E. Katenin).

Памяти Валентины Ивановны Перфильевой (18 XII 1928—27 IX 1997) // Бот. журн. Т. 83. № 10. С. 148—152. (Совместно с Н. С. Карповым, П. Г. Ремигайло, В. И. Захаровой).

1999. Опыт анализа данных о ресурсах флоры Российской Арктики // Растительные ресурсы. Т. 35. Вып. 2. С. 1—14. (Совместно с О. В. Ребристой, Т. Г. Полозовой, Н. А. Медведевой).

Популяционное разнообразие видов и флорогенез // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. I. Йошкар-Ола: Марий-Эл. С. 73—75.

Ecological-geographic distribution and diversity centers of legumes in the Arctic // XVI Intern. Bot. Congr. (St. Louis, USA, August 1—7, 1999). Abstr. P. 391.

The Panarctic Flora project and the species concept for the High North // Symp. II IOPB Newsletter. N 30. P. 7—9. (Совместно с R. Elven, D. F. Murray).

Status report of Russia to CAFF VII // Seventh Meet. Rep. CAFE Inter. Working group. CAFF VII Summary Report (Yellow Knife, Canada, 28—30 April, 1999) // Akurery, Iceland: CAFF International Secretariat. P. 50—52.

An operational species concept for the Panarctic flora // The Species Concept in the Higth Norh. Oslo. P. 23—32. (Совместно с R. Elven, B. Jonsell, D. F. Murray).

Survey of arctic legumes with emphasis on the species concept in *Oxytropis* // Там же. P. 295—310.

Hair types in *Potentilla* sect. *Niveae* (*Rosaceae*) and related taxa — terminology and systematic distribution // Там же. P. 201—222. (Совместно с B. Eriksen).

The *Potentilla* workshop // Там же. P. 355—356. (Совместно с B. Eriksen, I. Nordal, J. Nylehn).

History of the Panarctic flora (PAF) project // Там же. P. 15—23. (Совместно с D. F. Murray).

The *Dryas* workshop // Там же. P. 345—350. (Совместно с I. Nordal, M. Philipp).

Atlas of rare endemic vascular plants of the Arctic. Conservation of Arctic flora and fauna (CAFF) // Technical Report. N 3. U. S. fish and wildlife service. Anchorage. 73 p. (Совместно с S. Talbot, D. F. Murray, G. W. Argus, Ch. Bay, A. Elvebakk).

2000. Предисловие // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Матер. V Рабочего совещания по сравнительной флористике, Ижевск. СПб. С. 5—9.

Некоторые перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI века // Там же. С. 12—19. Summary // Там же. С. 391—395.

О времени и условиях первичного обезлесения Арктики // Бот. журн. Т. 85. № 2. С. 35—45.

Подход к классификации биологического разнообразия // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.: Б. и. С. 355—359.

Flora of the Russian Arctic. Vol. III. *Salicaceae* — *Ranunculaceae*. Berlin — Stutgart. XXXV + 417 p. (Перевод на англ. яз. в V—VI монографии «Арктическая флора СССР». Под ред. J. Packer, ред. русск. оригинала А. И. Толмачев, консультант перевода Б. А. Юрцев. Авторы: В. В. Петровский, О. В. Ребристая, А. К. Скворцов, А. И. Толмачев, С. К. Черепанов, Б. А. Юрцев).

2001. II Школа-семинар по сравнительной флористике (11—15 сентября 2000 г., Национальный Парк «Марий Чодра») // Бот. журн. Т. 86. № 5. С. 162—166. (Совместно с Н. В. Абрамовым, О. В. Ребристой, И. Б. Кучеровым).

Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. Т. 86. № 9. С. 1—27. (Совместно с А. Е. Катениным, Т. М. Королёвой и др.).

Пространственные градиенты некоторых параметров локальных флор Азиатской Арктики (по данным сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера: Тез. докл. междунар. конф. и выездной сессии Отделения общей биологии РАН. Апатиты, 26—31 августа 2001 г. Апатиты. С. 44—46. (Совместно с А. Е. Катениным, Т. М. Королевой и др.).

Таксономическое и типологическое разнообразие флоры известняков Полярного Урала // Там же. С. 5. (Совместно с Н. В. Алексеевой-Поповой, И. В. Дроздовой, М. Н. Катаевой).

Надежда Васильевна Матвеева (к 60-летию полярного исследователя-геоботаника) // Растительность России. № 1. С. 71—72. (Совместно с Л. Л. Занохой, Т. М. Королевой, В. Ю. Разживиным).

Гл. 4. Растительность // Холодные степи Северо-Востока Азии. Магадан. С. 75—95.

Annotated check-list of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) in the circumpolar Arctic // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 131—143.

The Pleistocene «tundra-steppe» and the productivity paradox: the landscape approach // Quaternary Science Reviews. Vol. 20. N 1—3. P. 165—174.

Some questions of mapping circumpolar arctic vegetation (CAWM) // Fourth Intern. circumpolar Arctic vegetation mapping workshop. Moscow Earth Cryosphere Institute. P. 52—54 (Preprint).

Box 54. Rare endemic vascular plants of the Arctic // CAFF. Arctic flora and fauna. Status and Conservation. Helsinki. P. 158—159. (Совместно с S. Talbot).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57):58

© Р. В. Камелин

ПАМЯТИ ЮРИЯ ЛЕОНАРДОВИЧА МЕНИЦКОГО (1937—2001)

R. V. KAMELIN. IN MEMORIAM: YURI LEONARDOVICH MENITSKY (1937—2001)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 06.03.2002

Разумом рано или поздно любой человек понимает, что жизнь его на земле — краткий миг, а конец для любого один. Но всегда неожиданна смерть, и прежде всего — для семьи и товарищей.

5 сентября 2001 г. в Нальчике, в экспедиции на Северный Кавказ, скончался Юрий Леонардович Меницкий — выдающийся российский ботаник-систематик, знаток флоры Кавказа, организатор и руководитель (вместе с А. Л. Тахтаджяном и по его выбору) работ по подготовке «Критического конспекта флоры Кавказа», одной из важнейших флористических сводок на рубеже XX—XXI вв. В издании «Ботанического журнала» Юрий Леонардович в течение 14 лет был заместителем главного редактора, ближайшим помощником А. Л. Тахтаджяна.

Я знал Ю. Л. более 35 лет, постоянно следил за работами этого в высшей степени оригинального ученого и человека; более того, далеко не часто общаясь с ним, высоко ценил его мнение о тех или иных ситуациях в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН или нашей науке в целом, всегда ощущал его особую надежность как товарища по любимому общему делу.

Ю. Л. Меницкий родился 28 декабря 1937 г. в Ленинграде в семье служащих. Отец его, Л. Ф. Меницкий, по основной специальности был инженером. Во время войны он находился в ополчении, тяжело раненным попал в плен, был вывезен в Бельгию, где вошел в подпольную антифашистскую группу. Позднее был освобожден союзными войсками из лагеря Хемер-4 (запад Германии). Почти полтора месяца, как владеющий свободно тремя основными европейскими языками, он служил переводчиком в подразделениях Военной администрации Союзных войск. Через 20 дней после Победы над фашистской Германией он был передан Советской администрации в Германии. И снова — работа переводчиком. От отца Ю. Л. унаследовал способность к языкам, да и учить его французскому и немецкому, скорее всего, начал отец. В школу Ю. Л. пошел еще до возвращения отца домой. После окончания школы в 1955 г. он поступил на биологический факультет Ленинградского университета. Биологией Ю. Л. заинтересовался еще в школе, но путь его в ботанику был далеко не прост. В университете он специализировался по зоологии беспозвоночных, но увлекался многим, особенно эволюционными идеями, работал в кружке Р. Л. Берг, общался и с директором Ботанического сада Д. М. Залесским. По окончании университета почти 4 года работал в различных биологических институтах: Зоологическом институте, БалтНИИРО, Институте озероведения, Институте экспериментальной медицины, более долго — в Институте онкологии АМН, где пригодились его разнообразные способности к работам с приборами и хорошая выучка как микроскописта. Для БИН Ю. Л. «нашла» Л. А. Куприянова, которая считала, что он должен развиваться как палинолог, владеющий методами электронной микроскопии. Первая статья Ю. Л. была посвящена значению анализа признаков пыльцы и спор для систематики растений. Но А. Л. Тахтаджян, который познакомился с Юрием Леонардовичем, взял его к себе в аспирантуру. Он собирал тогда группу молодых ученых, которые вместе с учениками М. С. Навашина в дальнейшем стали ядром лаборатории биосистематики, призванной обогатить классическую систематику новейшими методиками исследований. В Меницком Армен Леонович видел не только микроскописта, но и биолога-эволюциониста, хорошо владеющего любыми методами анализа биологических объектов, в том числе математико-статистическими, пригодными для популяционного анализа и нумерической систематики, весьма популярной в это время. И надо сказать, что надежды Армена Леоновича вполне оправдались. Некоторое время он даже считал, что в дальнейшем Меницкий мог бы и руководить лабораторией биосистематики. Как совершенно оригинальный, творчески мыслящий исследователь, Ю. Л. вполне проявил себя уже в процессе обучения в аспирантуре и подготовки кандидатской диссертации. Он опубликовал большую статью по использованию количественных оценок сходства в систематике, активно участвовал в подготовке совещания по объему вида и внутривидовой систематике, где сделал программный доклад «Критерий вида в биосистематике». Тахтаджян познакомил Ю. Л. с Н. В. Тимофеевым-Ресовским и А. А. Любищевым. Защищенная Ю. Л. в 1967 г. кандидатская диссертация «Изменчивость, систематика и эволюция кавказских робуроидных и галлиферных дубов» вызвала живой интерес не только у биологов, но и у математиков. Отзыв ведущего учреждения был дан математико-механическим факультетом Ленинградского университета. Ботаников диссертация заинтересовала прежде всего обоснованием на базе изучения индивидуальной и популяционной изменчивости более крупного объема видов у кавказских дубов, чем у последовательно применявших комаровскую концепцию вида-расы отечественных специалистов по дубам, и по классификации, основанной на политипической, а не монотипической концепции вида. Математиков же Меницкий буквально поразил новыми решениями в дискриминантном анализе изменчивости признаков. Подчеркну, что по систематике оппонентом Ю. Л. был А. А. Любищев, один из немногих биологов, который мог вполне оценить и новизну примененных Меницким математико-статистических методик. Сам же Ю. Л. в процессе подготовки работы нашел свой основной объект изучения на всю жизнь: он стал систематиком-монографом, специалистом по роду *Quercus*, а затем и сем. *Fagaceae* в целом.

В том, что Меницкий стал именно систематиком-монографом (причем систематиком классической школы, в дальнейшем практически не применявшим статистические методы обработки материала), сыграл роль ряд обстоятельств. Во-первых, при той широчайшей эрудиции, которой обладал уже в молодости Меницкий, он не мог не ощутить, что даже при применении самых совершенных методик статистического анализа исследование признаков, поддающихся количественным оценкам, не дает чего-то принципиально нового без оценки (уже качественной, а не количественной) существенных, зачастую уникальных, признаков. Он и сам признавался мне в этом. Во-вторых, на развитие Меницкого как систематика повлиял целый ряд выдающихся систематиков, тогда работавших в БИН, и прежде всего Ан. А. Федоров. К Андрею Александровичу тянулись тогда многие молодые систематики и флористы, посещал его кабинет еще во время аспирантуры и Меницкий (в дальнейшем по праву и унаследовавший этот кабинет, но не кресло заведующего Лабораторией систематики и географии растений БИН). И после аспирантуры Ю. Л. пришел на работу именно в лабораторию Федорова. А Федоров совершенно справедливо считал, что хорошим систематиком можно стать лишь будучи настоящим флористом-ботанико-географом, знатоком флоры какого-либо крупного региона. Этой школы Ю. Л. не имел, и начал энергично ликвидировать этот пробел в своих знаниях. Делал он это (как и многое иное) совершенно оригинально, путешествуя по Кавказу на мотоцикле (ИЖ) со специальным ящиком для гербария, чаще один, иногда с помощником, переводчиком Гербария О. И. Виноградовым (как тогда шутили — «с Петькой»), собирая немало гербария и тут же его обрабатывая по приезде в БИН. Тогда же Ю. Л. выбрал по контрасту и другой объект своих систематических исследований — сложнейший по типу дифференциации рас род *Thymus*, хорошо представленный на Кавказе. И через десяток лет Ю. Л. превратился и в знатока флоры Кавказа, стал еще одним знаменитым «кавказцем» в коллективе Гербария БИН.

Но главным делом его в эти годы оставалась систематика дубов. Опубликовав основную часть кандидатской диссертации как монографию по дубам Кавказа, Ю. Л. одновременно обработал с тех же позиций и дубы для Юго-Западной Азии (в том числе для «Flora Iranica») и постепенно стал работать над дубами Восточной Азии — одного из современных центров многообразия дубов в мире. Эти работы завершились 2 монографиями: небольшим по объему «Обзором видов рода *Quercus* Евразии» (1982) и большой монографической сводкой «Дубы Азии» (1984). Последняя является оформленным для печати вариантом докторской диссертации Ю. Л., защищенной в 1983 г. При всем различии в объеме обе монографии совершенно самостоятельны, и меньшая из них отличается не только тем, что в ней находят место в системе Меницкого, разработанной для дубов Старого Света, и дубы Европы и Северной Африки. Лишь в этой монографии даны анализы ареалов всего рода, а также основных групп родства, представленных в Старом Свете. И здесь только представлена общая схема филемы рода *Quercus*, включая и виды (и группы) Нового Света. Сам Меницкий совершенно осознанно остановился на монографической работе с дубами Старого Света. Он говорил мне, что получить хороший материал из Мексики и Центральной Америки невозможно, как и точно определить число видов в Северной Америке, где, как он полагал, это число завышено. Но основные группы североамериканских дубов Ю. Л. хорошо представлял и в систему общую помещал вполне определенно. Исходя из своих представлений о виде, он считал, что в роде *Quercus*, очень слабо отчленяемом от *Lithocarpus*, не более 500 видов (обычная оценка же от 600 до 800 видов). В роде, по Меницкому, 2 независимые линии развития от разных типов рода *Lithocarpus* (включая *Pasania* и *Cyclobalanus*). Одна из этих линий — тропически-азиатская, другая включает и все внетропические группы Старого Света. Но наиболее древний тип 2-й линии развития (ствол подродов *Heterobalanus* и *Erythrobalanus*) Меницкий лишь предположительно сводил к тем же предковым типам, что и для собственно типовой, весьма сложной группы *Quercus* s. str. Оба эти ствола хорошо представлены, по Меницкому, и в Новом Свете, где, однако, нет аналогов чисто-тропической группы азиатских *Cyclobalanopsis* (*Cyclobalanoides*).

Монументальная монография «Дубы Азии» (1984) — явление совершенно исключительное в русскоязычной ботанической литературе 1980-х годов. Хорошо оформленная книга большого формата богато иллюстрирована, обзор дубов Азии построен в форме системы с краткими описаниями всех таксонов и всех принятых видов и одновременно ступенчатого ключа для определения видов и подвидов, но и всех таксонов для подрода *Cyclobalanoides* (для других подродов ключи таксонов были опубликованы ранее), для всех видов даны карты — точечные отображения ареалов. Но особое значение имеют некоторые другие главы книги. Во-первых, именно в ней даны полная научно-точная характеристика сем. *Fagaceae* и оригинальная версия системы этого семейства, тщательнейшим образом разобраны сложные вопросы морфологии цветков, соцветий, плюски и выверена русская терминология в морфологических описаниях этих структур. Во-вторых, дан совершенно уникальный по объему очерк географии видов дубов Азии по крупным природным территориям и отдельным природным регионам, где одновременно охарактеризована ценотическая роль разных видов дуба, их участие в разных типах растительности, в разных зональных и поясных комплексах растительности на значительной части Азии (особенно южной), где представлены виды рода. А поскольку именно ценозы с господством или участием дубов на этой обширнейшей территории обычно являются климаксовыми, этот ценогеографический обзор дубов Азии превращается в краткое, очень емкое описание важнейших черт растительности для многих территорий Азии, ранее совершенно не охарактеризованных или чрезвычайно путано описанных в русскоязычной литературе. Для создания очерка Ю. Л. потребовалось освоить огромную литературу, и именно в этом случае лингвистические способности Ю. Л. и его общая ботаническая эрудиция позволили не только полно охарактеризовать ценотически роль видов дубов, но и в сжатой форме представить разнообразие многих своеобразных лесных ценозов Юго-Западной и Южной Азии (зачастую относящихся к типам растительности, не описанным в русскоязычной, в том числе и переводной литературе), причем, обычно — на фоне общей характеристики растительного покрова и важнейших черт косной среды экзотических стран юга Азии. Совершенная невостребованность этой замечательной сводки Меницкого, хорошо заметная в нашей литературе, вызывает у меня досадное чувство, что многие ботаники и ботанико-географы перестали читать собственную литературу, и я уже призывал наших ботаников обращаться к книге Меницкого. Наконец, в этой монографии значительно более детально обсуждены пути эволюции дубов Старого Света, и в том числе в очерке эволюции освоена и часть палеоботанических материалов, которые Ю. Л. уверенно относит к тем или иным группам дубов. Монография Меницкого была отмечена премией им. В. Л. Комарова (по существу — главной наградой для ботаника), ее теперь хорошо знают за рубежом, и я надеюсь, что еще не одно поколение ботаников России найдет при желании в ней богатую основу для собственного идейного развития.

После выхода в свет книги Ю. Л. довольно долго не обращался к любимому объекту, и лишь после смерти будут опубликованы 2 его последние работы по дубам. Еще во время написания монографий Ю. Л. активно работал по ряду других групп, и, прежде всего, по роду *Thymus* и сем. *Labiatae* в целом. Тимьяны, которыми много лет занимался М. В. Клоков, Меницкий исследовал очень основательно, и, исходя из собственных наблюдений (и отчасти из понимания особой в этой группе природы расообразования, вскрытой, хотя и утрированно, Клоковым), он принял в этом роде значительно более узкую концепцию вида. Но, главное, Ю. Л. упорядочил систему надвидовых таксонов рода в целом, которая была весьма запутана и не оформлена строго по правилам номенклатуры. Ряд родов *Labiatae*, включая и *Thymus*, Меницкий обработал для «Флоры европейской части СССР», затем он полностью обработал это семейство для «Флоры Армении», и, наконец, дал полный конспект видов семейства для «Флоры Кавказа». В этих обработках он наиболее точно выявил именно политипическую природу видов во многих группах этого сложного и очень дифференцированного в современной флоре семейства. По просьбе В. И. Грубова Ю. Л. обработал и сем. *Salicaceae* для сводки «Растения Центральной Азии». Однако в самом конце 1980-х годов А. Л. Тахтаджян поручил Ю. Л. организацию работ по сводке «Критический конспект флоры Кавказа». Меницкий в это время вместе с Т. Н. Поповой объездил уже практически весь Кавказ (с небольшим коллективом на автомашинах), собрал огромные материалы и превратился в одного из лучших знатоков флоры этого узлового региона на рубежах Европы и Азии. Именно он смог наиболее строго по собственным полевым исследованиям скорректировать многочисленные (и очень различные по идейной основе) схемы районирования природных регионов Предкавказья, Кавказа и Закавказья и создать совместно с А. Л. Тахтаджяном оригинальную карту флористических районов Кавказа (1991), по которой и должны были характеризовать географию видов все участники большого коллектива сводки. Ю. Л. взвалил на свои плечи труд по обработке труднейших семейств флоры этого региона. Почти одновременно с обработкой губоцветных, которая все же началась задолго до работы по всему Кавказу, Меницкий дает свой вариант обработки сем. *Apiaceae* (*Umbelliferae*), далее семейств *Dipsacaceae* и *Chenopodiaceae*. Затем он приступает к обработкам сложнейших родов крупнейшего семейства флоры — *Asteraceae* (которое не было охвачено сводками А. А. Гроссгейма) — *Cirsium*, *Taraxacum*, *Senecio*, *Echinops*, очень своеобразно представленных на Кавказе. В то же время появляются его обработки семейств *Malvaceae*, *Betulaceae*, *Cistaceae*, *Primulaceae*, сложных родов *Linaria* и *Scrophularia* (вместе с Т. Н. Поповой). Во всех этих обработках, представляющих, в первую очередь, рабочий материал для будущего «Конспекта», последовательно проводится концепция широкого политипического понимания вида и естественного крупного рода. Очень широко пользуется Меницкий и неформальным таксоном «агрегат видов» (рас или микрорас). Значение этих работ Меницкого исключительно велико. Во-первых, он открыл для многих монографов-систематиков, работающих в коллективе проекта «Конспект флоры Кавказа», возможность публикации предварительных обработок разного содержания (и, что было особенно ценно, — публикации в «Ботаническом журнале», где Меницкий сам редактировал эти статьи). Во-вторых, Ю. Л. наглядно демонстрировал своими обработками основную цель будущего «Конспекта» — критический пересмотр многих локальных рас, описанных, в сущности, в отсутствие необходимых сравнимых материалов (и, следовательно, в исследованиях, не носящих монографического характера). И наконец, он доказывал этими обработками свои апробированные в монографических работах по ряду различных групп взгляды на природу видов в разных группах, на объем родов, которые он отнюдь не считал, в отличие от видов, реальными природными объектами. Ю. Л. определял род как «меру на узловой цепи мер», т. е. субъективную категорию оценки эволюционных явлений, связанных с переходом в некоторое новое качество. Поэтому он бережно относился к традициям в обработке групп, считая, что они и определяют «масштаб» родов в семействе. В лучших своих обработках Меницкий продолжал классиков систематики, и в них нет ни недоказанных суждений, ни излишней полемики. Органично будучи оригинальным, он просто не считал необходимым (и возможным) доказывать это. Собственное мнение выражено в них достаточно ясно, и работы эти продолжают говорить за него. В последние годы жизни Ю. Л., именно благодаря его работе, контуры будущего «Конспекта флоры Кавказа» уже ясно обрисовались, и делом чести коллектива Гербария БИН РАН теперь является завершить работу над этой сводкой, не изменив идейного ее содержания.

Блестящий ум и эрудицию у Меницкого дополняли и «золотые» руки мастера. Он легко осваивал любой сложный прибор или механизм, многое мог сделать сам. Когда появилась возможность, он легко освоил и компьютер, а затем разработал структуру базы данных по флоре Кавказа и сформировал группу сотрудников для представления результатов таксономических ревизий и флористических обзоров в современной структурированной форме.

Ю. Л. не был «общественником». Единственное, на что могли подвигнуть его даже уговоры учителей — дежурства в народной дружине. Но это не значило, что к жизни общества и судьбам государства он был равнодушен. Он всегда имел свое мнение, и далеко не ортодоксальное, по поводу тех событий, что происходили в стране и мире. Вместе с Т. Н. Поповой они создали настоящую семью, которая была для него основной ячейкой общества, и «отдушиной». На Кавказе он имел немало друзей и приятелей, там его уважали. Он мог немного говорить и читать по-грузински, понимал и азербайджанцев, и армян. Официально учеников у Ю. Л. было немного, но он охотно консультировал молодых ботаников, в том числе и иностранных ученых, ценил, что они любят свое дело. «Внутренний» мир, созданный им самим, был настолько богат, что ко многому, что творилось за его пределами, ко внешней стороне жизни он относился совершенно спокойно, причем осознанно спокойно. Ю. Л. был лишен карьерных устремлений, именно поэтому он получил звание профессора очень поздно. Для пользы дела Ю. Л. мог в ущерб своим трудам интенсивно работать в

«Ботаническом журнале», где он более десятка лет был одним из заместителей главного редактора, через которого, в частности, проходили все работы по систематике растений и флористике, и где он немало выправил статей начинающих авторов, благословив их на жизнь в ботанике.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН и его Гербарий, Русское ботаническое общество и «Ботанический журнал» еще долго будут переживать утрату Ю. Л. Меницкого. Во многих делах мне будет остро не хватать его. «Есть истины, которым человек помогает умереть, но и сам человек — это истина, которая умирает» (М. Павич). Ни к кому другому, как к Ю. Л. Меницкому, столь полно я не мог бы отнести эти слова.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Ю. Л. МЕНИЦКОГО*

1963. Значение электронно-микроскопического изучения оболочек пыльцы и спор и других клеток для морфологии и систематики растений // Бот. журн. Т. 48. № 11. С. 1706—1710.

1966. «Золотистый дуб» — *Quercus hypochrysa* Stev. — на Кавказе // Изв. АН АзербССР. Сер. биол. № 5. С. 6—9.

Использование количественных оценок сходства в систематике // Бот. журн. Т. 51. № 3. С. 354—371.

К систематике кавказских робуроидных дубов цикла *Pedunculatae*. I. *Q. pedunculiflora* C. Koch // Бот. журн. Т. 51. № 9. С. 1245—1265.

1967. Изменчивость, систематика и эволюция кавказских робуроидных и галлиферных дубов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 35 с.

Изменчивость, систематика и эволюция кавказских робуроидных и галлиферных дубов: Дис. ... канд. биол. наук. Л. БИН АН СССР. 348 с.

К проблеме определения таксономического ранга изолированных популяций // Бот. журн. Т. 52. № 4. С. 489—498.

Критерий вида в биосистематике // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л.: Наука. С. 12—14.

К систематике кавказских дубов цикла *Pedunculatae* Maleev. (*Q. longipes* Stev., *Q. imeretina* Stev., *Q. erucifolia* Stev.) // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. Т. 16. С. 115—132.

1968. Обзор робуроидных и галлиферных дубов Кавказа // Новости систематики высших растений. Л.: Наука. С. 81—94.

Применение канонического и дискриминантного анализа в ботанике (на примере изучения кавказских дубов) // Журн. общ. биол. Т. 29. № 3. С. 272—296.

1969. Предки и эволюция кавказских и переднеазиатских дубов подсекции *Quercus* // Бот. журн. Т. 54. № 11. С. 1675—1688.

1971. Дубы Кавказа. Обзор кавказских представителей секции *Quercus*. Л.: Наука. 196 с.

Quercus L. // In K. H. Rechinger. Flora Iranica. *Fagaceae*. Wien. N 77. S. 3—20.

1972. Дубы (*Quercus* L.) Юго-Западной Азии // Новости систематики высших растений. Л.: Наука. Т. 9. С. 105—140.

1973. Дубы (*Quercus* L.) подрода *Quercus* Восточной Азии // Новости систематики высших растений. Л.: Наука. Т. 10. С. 107—134.

Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. (*Labiatae*). 1 // Бот. журн. Т. 58. № 6. С. 794—805.

Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. (*Labiatae*). 2 // Бот. журн. Т. 58. № 7. С. 988—994.

1974. Заметки о дубах (*Quercus* L.) Восточной Азии // Новости систематики высших растений. Л.: Наука. Т. 11. С. 88—92.

1976. Дубы (*Quercus* L.) подрода *Cyclobalanopsis* (Oerst.) Schneid. Восточной Азии // Новости систематики высших растений. Л.: Наука. Т. 13. С. 46—69.

1977. Дубы (*Quercus* L.) подрода *Cyclobalanoides* (Oerst.) Menits. // Новости систематики высших растений. Л.: Наука. Т. 14. С. 40—64.

Эффективный метод сушки растений для гербария // Бот. журн. Т. 62. № 3. С. 393—396. (Совместно с М. Л. Лория).

1978. Роды *Ziziphora* L., *Melissa* L., *Satureja* L., *Micromeria* Benth., *Calamintha* Mill., *Clinopodium* L., *Acinos* Mill., *Hyssopus* L., *Majorana* Mill., *Origanum* L., *Thymus* L., *Mentha* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 3. С. 181—207.

1980. Семейство Баланоповых (*Balanopaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 5. Ч. 1. С. 324—325. (Совместно с В. И. Трифоновой).

Семейство Буковые (*Fagaceae*) // Там же. С. 293—311.

Тимьян, Чабрец // Арктическая флора СССР. Л.: Наука. Вып. 8. С. 255—262. (Совместно с Б. А. Юрцевым).

1982. Обзор видов рода *Quercus* L. Евразии // Комаровские чтения. Л.: Наука. Вып. 32. 59 с.

1983. Дубы Азии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Наука. 30 с.

Дубы Азии: Дис. ... д-ра биол. наук. Л. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. 1983. 530 с.

---

* Подготовлен Т. Н. Поповой.

1984. Дубы Азии. Л.: Наука. 316 с.

1985. [Рец.]. Briggs D., Walters S. M. Plant variation and evolution. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1984. — 412 p. Изменчивость и эволюция растений // Новые книги за рубежом. М.: Мир. Серия В. № 8. С. 29—35.

1986. Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. Л.: Наука. Т. 23. С. 117—142.

1987. Сем. *Lamiaceae* (*Labiatae*) // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН Арм.ССР. Т. 8. С. 7—163.

1989. *Salicaceae* Mirb. // Растения Центральной Азии. Л.: Наука. Вып. 9. С. 14—54.

1991. Конспект видов семейства *Apiaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 76. № 12. С. 1749—1764.

Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

1992. Конспект видов семейства *Dipsacaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 77. № 11. С. 136—139.

Конспект видов семейства *Lamiaceae* (*Labiatae*) флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 77. № 6. С. 63—78.

1994. Конспект видов семейства *Chenopodiaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 79. № 5. С. 105—114.

1996. Конспект видов рода *Cirsium* (*Asteraceae*) Кавказа // Бот. журн. Т. 81. № 9. С. 92—105.

Конспект видов рода *Taraxacum* (*Asteraceae*) Кавказа // Бот. журн. Т. 81. № 8. С. 83—95. (Совместно с Т. Н. Поповой).

1997. База данных флоры Кавказа / Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях / Под ред. Д. В. Гельтмана, Ю. Р. Роскова. С.-Петербург. С. 66—68. (Совместно с Н. Н. Портениером, Ю. Р. Росковым и В. В. Швановой).

Конспект видов семейства *Malvaceae* Кавказа // Бот. журн. Т. 82. № 8. С. 120—129.

1998. Конспект кавказских видов *Linaria* (*Scrophulariaceae*). I. Секция *Linaria* // Бот. журн. Т. 83. № 12. С. 122—132.

Конспект видов рода *Scrophularia* (*Scrophulariaceae*) Кавказа // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 96—106. (Совместно с Т. Н. Поповой).

1999. Конспект видов семейства *Betulaceae* Кавказа // Бот. журн. Т. 84. № 12. С. 112—116.

Конспект видов семейства *Cistaceae* Кавказа // Бот. журн. Т. 84. № 5. С. 119—124.

Конспект кавказских видов *Linaria* (Scrophulariaceae). II. Секции *Speciosae*, *Repentes*, *Supinae*, *Pelisserianae*, *Diffusae*, *Versicolores* // Бот. журн. Т. 84. № 1. С. 126—132.

2000. Конспект видов семейства *Primulaceae* Кавказа // Бот. журн. Т. 85. № 6. С. 152—167.

2001. Конспект кавказских видов *Echinops* (*Asteraceae*) // Бот. журн. Т. 86. № 11. С. 128—132.

Конспект кавказских видов *Onobrychis* (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 86. № 10. С. 75—88.

Обзор видов рода *Senecio* (*Asteraceae*) Кавказа // Бот. журн. Т. 86. № 2. С. 88—101. (Совместно с Г. Ю. Конечной).

О подготовке «Конспекта флоры Кавказа» // Проблемы биологического разнообразия Северного Кавказа. Нальчик: Изд-во Кабардино-Балкарского ун-та. С. 3—4. (Совместно с Т. Н. Поповой).

2002. Конспект семейства буковых (*Fagaceae*) флоры России и сопредельных государств // Бот. журн. Т. 87. № 6. С. 107—114.

2003. Семейство *Fagaceae* Dumort. — Буковые // Флора Восточной Европы. СПб. Т. 11. С. (Совместно с Н. Н. Цвелёвым).

УДК 581.1

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 7

© **О. А. Семихатова, Т. Г. Маслова, А. Е. Васильев,**
О. А. Шерстнева

ВСЕВОЛОД ВЛАДИМИРОВИЧ ПОЛЕВОЙ (21.01.1931—18.07.2001)

O. A. SEMIKHATOVA, T. G. MASLOVA, A. E. VASSILYEV, O. A. SHERSTNYOVA. VSEVOLOD VLADIMIROVICH POLEVOI (21.01.1931—18.07.2001)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Тел. (812) 234-19-57
E-mail: gamaleil@from.ru

Поступила 12.03.2002

18 июля 2001 г. ушел из жизни Всеволод Владимирович Полевой. Это огромная потеря для отечественной физиологии растений. Вся жизнь В. В. была отдана науке. Он 27 лет бессменно руководил кафедрой физиологии и биохимии растений Ленинградского (С.-Петербургского) университета (ЛГУ, СПбГУ) и вырастил много прекрасных специалистов. Написанный им прекрасный учебник и несколько учебных

пособий легли в основу обучения физиологии растений в высших учебных заведениях. Число его научных публикаций, содержащих новые идеи и их экспериментальные доказательства, превышает 300.

В. В. Полевой родился 21 января 1931 г. в Ленинграде. Его мать была врачом, отец — преподавателем политэкономии. Раннее детство он провел во Владивостоке, в 1936 г. вернулся с матерью в Ленинград. Суровые военные испытания В. В. пережил в полной мере: голод и холод, бомбежки, разрушенная квартира в Ленинграде, эвакуация через Ладогу (в июне 1942 г.). Затем путешествие вместе с госпиталем, где работала его мать, сначала на восток страны до Новосибирска, потом на запад.

В 1950 г. В. В. поступил в ЛГУ, закончил его с отличием по кафедре физиологии и биохимии растений и поступил в аспирантуру.

Выбор физиологии растений как специальности был для В. В. не случаен. Он с раннего детства интересовался биологией, участвовал в юннатских кружках, собирал коллекции, интересовался причинами наблюдаемых изменений у растений. Научную работу он начал еще школьником в Институте защиты растений (ВИЗР).

Успешно завершив аспирантуру в 1958 г. под руководством проф. С. Д. Львова, В. В. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Динамика гетероауксина и энзиматическая активность тканей некоторых растений в связи с их ростом» (1960). Исследованию механизма действия гормонов В. В. остался верен всю жизнь.

С 1958 по 1967 г. В. В. работал в г. Иркутске в Восточно-Сибирском биологическом институте. Годы работы там были не только периодом его личного роста как специалиста, но и как организатора. Пройдя путь от старшего лаборанта, младшего и старшего научного сотрудника, В. В. организовал, а в 1962 г. возглавил лабораторию биохимии фитогормонов, которая благодаря своим интересным исследованиям очень скоро стала широко известной. Когда в 1967 г. В. В., как уже признанного специалиста, пригласили в Ленинградский университет, созданная в Иркутске лаборатория продолжала успешно разрабатывать намеченные им направления.

Вернувшись в ЛГУ, В. В. закончил написание и защитил в 1970 г. докторскую диссертацию на тему «Физиология и биохимия действия ауксина и гиббереллина». В 1972 г. он стал заведующим кафедрой физиологии и биохимии растений, которой и руководил до 1999 г. На кафедре проводилось глубокое и основательное преподавание физиологии растений: В. В. читал общий курс «Физиология и биохимия растений» с использованием современных идей синергетики, теории информации и др., разработал 6 оригинальных спецкурсов, в том числе «Физиология поведения растений», «Живое состояние клетки и биология старения»; вел спецсеминар, на котором студенты обсуждали проблемы становления жизни, физиологию движения, системы регуляции у растений и т. д. Студенты активно вовлекались в научную работу. Стать аспирантом кафедры была большая честь. Под руководством В. В. защищены 27 кандидатских диссертаций, 6 его учеников стали докторами наук.

В. В. также руководил лабораторией, а с 1975 г. отделом физиологии и биохимии растений Биологического научно-исследовательского института (БИНИИ) ЛГУ в Старом Петергофе.

В. В. помимо педагогической и научно-исследовательской вел большую научно-организационную работу. Он организовал секцию физиологии и биохимии растений (1981 г.) в Ленинградском отделении Общества естествоиспытателей. Зная В. В. как человека деятельного с широкими биологическими знаниями, его выбирали, приглашали и назначали в Научный совет в Министерстве образования РФ и Научный совет РАН, членом советов по защите диссертаций, экспертом Российского фонда фундаментальных исследований, членом Федерации европейских обществ физиологии растений. Он также активно участвовал в работе редколлегий журналов «Физиология растений» и «Вестник Петербургского Университета» (серия «Биология»). Он был редактором ряда монографий и учебных пособий.

Во всех формах своей деятельности В. В. стремился содействовать развитию физиологии растений в нашей стране. Вести такую комплексную, трудоемкую работу, причем активно и с душой, В. В. позволяла его огромная трудоспособность (он спал не более 6 ч в сутки), преданность науке и ответственность за состояние одного из ведущих разделов биологии — физиологии растений.

Скромный в своем внешнем облике и поведении, В. В. избегал торжественных, престижных, но формальных мероприятий, сберегая время для своего Дела. Вместе с тем это не был «сухарь» и «синий чулок» в мужском обличии. В. В. любил живопись, сам рисовал, писал стихи. Одно из его стихотворений с глубоким философским смыслом мы публикуем в данном очерке.

Стихотворение В. В. Полевого, написанное им для внука:

ВЕСНА

Опять весна.
Мне девять лет.
Вопросов тьма,
Ответов нет.

Зачем живу?
Чего хочу?
Не знаю сам,
О чем молчу...

Гуляет ветер
По полям
В лесу весеннем
Птичий гам.

И я сливаюсь
С пеньем птиц,
С ручьем, что
Весело журчит.

Сливаюсь,
Чтобы детства свет
Светил мне
Много-много лет.

Интересуясь историей живописи, В. В. собирал репродукции картин, и, стараясь вовлечь в это молодежь, устраивал выставки произведений в дни юбилеев любимых художников. Кроме того, В. В. был заядлым туристом. Он исходил, изъездил и проплыл многие километры по Сибири и Лениградской обл.

В. В. увлекался историей естествознания, собирал труды по истории биологии. Считая необходимым восстановить историческую связь физиологов растений от основателя кафедры А. С. Фаминцына до настоящего времени, В. В. написал большую статью «А. С. Фаминцын и физиология растений в Петербургском—Ленинградском Университете» (1981). В честь 130-летия кафедры В. В. была организована и проведена конференция «Системы регуляции и интеграции у растений». Стремясь привить своим ученикам интерес к истории физиологии растений, В. В. организовывал научные заседания, посвященные выдающимся физиологам прошлого. Память С. П. Костычева, по инициативе В. В., отмечалась ежегодным чтением — торжественным заседанием совместно с секцией экологической физиологии растений Русского ботанического общества РАН.

В кратком некрологе невозможно подробно описать тот большой вклад в физиологию растений, который внес В. В. Полевой. Генеральный путь его исследований — изучение механизмов действия фитогормонов, вначале ауксина, а затем гиббереллина. Накопленный в период интенсивной работы экспериментальный материал привел В. В. к формулировке гипотезы о мембранном действии ауксина еще в конце 1960-х годов. Дальнейшая работа была направлена на экспериментальное подтверждение и развитие этой гипотезы, причем исследования велись как на органном и клеточном уровнях, так и на изолированных мембранах и органеллах клеток. В. В. и его сотрудниками был разработан ряд оригинальных методик и, в частности, собран уникальный комплекс оптической аппаратуры для фотометрических исследований.

На основании знаний, полученных при изучении действия гормонов на изолированных мембранах, В. В. развивал исследования на уровне целого растения, которые позволили ему выстроить систему последовательных метаболических и морфологических процессов, лежащих в основе регуляции и интеграции жизнедеятельности организма. Выявлению этих закономерностей способствовали исследования роли фитогормонов при стрессах — экспериментально вызванных пониженной или высокой температурой и светом. Сопоставление полученных на растительных организмах закономерностей с известными механизмами действия гормонов животных позволили В. В. определить черты их сходства и различия.

В 1996 г. В. В. опубликовал наиболее полную и экспериментально обоснованную схему трансдукции гормонального сигнала от рецепции индолилуксусной кислоты до функционального (ростового) ответа клетки. Представления о сущности живого состояния клетки были изложены В. В. в монографии, которая выйдет в свет в 2002 г. Здесь нашли свое место обобщения данных о работе ионных насосов, электрофизиологических процессов, элементов энергетического обмена. Дальнейшее развитие этих новейших направлений — непременная задача учеников и последователей В. В.

Интересно отметить, что в педагогической деятельности В. В. заметны те же особенности, что и в научной работе. Так, он преподавал на «разных уровнях» организации педагогического процесса: читал лекции в школах, проводил практические занятия со школьниками на кафедре, уделял внимание «Малому биофаку», работал со студентами.

Большим успехом пользовались его лекции в лектории Дворца культуры им. Горького и в обществе «Знание». Как в исследованиях, так и в лекциях, В. В. уделял пристальное внимание развитию рассматриваемого предмета, приучал слушателей интересоваться историей науки и развитием идей. Важной стороной теоретической и преподавательской работы В. В. было постоянное внимание к проблемам эволюционной физиологии растений. В этом отношении он как бы принял эстафету от основателя кафедры — академика А. С. Фаминцына.

Подводя итог, можно с удовлетворением сказать, что жизнь и деятельность В. В. Полевого была необыкновенно плодотворной, и он был первым во многих областях своей науки. И, несомненно, был первым по трудолюбию и трудоспособности, и, наверное, одним из первых по числу интересных публикаций.

В. В. была присуждена государственная научная стипендия (1994—2000 гг.), присвоено звание Соросовского профессора и звание «Заслуженный деятель науки Российской Федерации». Он награжден двумя медалями и знаком «Житель блокадного Ленинграда».

В последней монографии «Живое состояние клетки и биология старения» В. В. пытался экспериментально подойти к пониманию сущности жизни. Но сущность жизни можно сформулировать и просто, оглядываясь на В. В. Полевого и помня его, — это труд, еще раз труд, постоянное совершенствование и щедрая отдача другим своих знаний.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ В. В. ПОЛЕВОГО

1959. Современные представления о механизме действия ауксинов // Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений / Под ред. О. А. Заленского, М. Н. Чулановской. Л.: Наука. С. 39—53.

1964. Действие β-индолилуксусной кислоты на обмен веществ и рост клеток колеоптилей кукурузы // Регуляторы роста и рост растений / Под ред. Ф. Э. Реймерса. М.: Наука. С. 101—131. (Совместно с Л. А. Леоновой).

1965. Влияние ауксина на нуклеиновый и белковый обмен растительных тканей // Регуляторы роста и нуклеиновый обмен / Под ред. В. В. Полевого. М.: Наука. С. 27—47.

Действие ауксина на синтез нуклеиновых кислот в отрезках колеоптилей кукурузы // Докл. АН СССР. Т. 165. № 3. С. 708—710. (Совместно с Г. И. Кобыльским).

1967. The action of auxin on electropotential, growth, respiration and synthesis of RNA in segments of corn coleoptile. Order of reaction // Wissenschaft. Zeitschrift Univ. Rostok, Math.-Naturwiss. Reihe. Bd 16. Hf 4/5. S. 475—476.

1969. Биоэлектрическая реакция отрезков колеоптилей кукурузы на одностороннюю обработку ауксином // Физиология растений. Т. 16. № 5. С. 854—860. (Совместно с Л. М. Ошаровой, Л. А. Леоновой, Г. Б. Максимовым, Е. С. Побережным).

1973. Индукторное и трофическое действие ауксина // Украинск. бот. журн. Т. 30. № 3. С. 292—299. (Совместно с Т. С. Саламатовой, А. Мало).

1975. Механизмы регуляции роста растительных клеток // В кн.: Биология развития растений / Под ред. М. Х. Чайлахяна. М.: Наука. 1975. С. 111—125. (Совместно с Т. С. Саламатовой).

1976. Секреция кислот изолированными щитками кукурузы // Вестн. Ленинградск. ун-та. Сер. Биология. № 21. С. 130—133. (Совместно с С. М. Щипаревым, Г. В. Чупровой).

1977. Auxin, proton pump and cell trophics // Regulation of Cell Membrane Activities in Plants / Eds. by E. Marre, O. Ciferri. Amsterdam: North-Holland. P. 209—216. (Совместно с Т. С. Саламатовой).

Растяжение клеток и функции ауксина // Рост растений и природные регуляторы / Под ред. В. И. Кефели. М.: Наука. С. 171—192. (Совместно с Т. С. Саламатовой).

1978. Auxin-induzierte langzame Schwingungen des Membran-Potentials bei Maiskoleptilen // Biol. Rundschau. Bd 16. N 1. S. 38—40. (Совместно с R. Stahlberg).

1979. Изучение природы ритмических колебаний мембранного потенциала клеток колеоптилей кукурузы // Докл. АН СССР. Т. 247. № 4. С. 1022—1024. (Совместно с Р. Штальбергом).

1980. Новый метод развития роста осевых органов растений за короткие промежутки времени // Физиология растений. Т. 27. № 2. С. 437—440. (Совместно с Н. И. Туркиным, С. А. Прияткиным, А. П. Андреевым).

О связи ауксинзависимой электропозитивации тканей с протонной помпой // Физиология растений. Т. 27. № 3. С. 579—584. (Совместно с Р. Штальбергом).

1981. А. С. Фаминцын и физиология растений в Петербургском—Ленинградском университете // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л.: Наука. С. 56—85.

1982. Фитогормоны. Л.: Изд-во Ленинградск. ун-та. 242 с. (Учебное пособие с грифом Минвуза СССР).

О роли ионов H^+ и Ca^{2+} в механизме действия ауксина // Украинск. бот. журнал. Т. 39. № 3. С. 68—74. (Совместно с К. Н. Бумагиной).

1984. Роль ауксина в регуляции роста и развития растений // Гормональная регуляция онтогенеза растений / Под ред. М. Х. Чайлахяна. М.: Наука. С. 87—100.

Ч. Дарвин и современная физиология растений // Эволюционные идеи в биологии. Тр. Ленинградск. общ-ва естествоисп. Т. 85. Вып. 1. С. 21—35.

1985. Эволюция функций в растительном мире / Под ред. В. В. Полевого, Ю. И. Маслова. Тр. Биологического н.-и. ин-та ЛГУ. Л.: Изд-во Ленинградск. ун-та. № 36. 244 с. (Монография; совместно с К. А. Манойленко, М. Г. Агаевым и др.).

Изучение взаимосвязи «кислого роста» и индуцированного ауксином роста отрезков колеоптилей // Вестн. Ленинградск. ун-та. Сер. Биология. Вып. 2 (21). С. 56—63. (Совместно с Е. И. Шаровой).

1986. Роль ауксина в системах регуляции у растений. 44-е Тимирязевское чтение (монография). Л.: Наука. 80 с.

1989. Физиология растений (учебник с грифом ГК СССР по народному образованию). М.: Высшая школа. 464 с.

Редокс-активность протопластов и колеоптилей кукурузы // Физиология растений. Т. 36. № 5. С. 910—918. (Совместно с Т. С. Саламатовой, Н. Ю. Стороженко).

О роли H^+-помпы в действии ИУК на биопотенциал и рост отрезков колеоптилей кукурузы // Физиология растений. Т. 36. № 5. С. 998—1002. (Совместно с Е. И. Шаровой, О. В. Танкелюн).

1990. Ауксинзависимый синтез короткоживущих белков у отрезков колеоптилей кукурузы // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 22. № 3. С. 234—240. (Совместно с Е. И. Шаровой).

Гормональная регуляция прорастания семян // Физиология семян / Под ред. Х. Х. Каримова. Душанбе: Дониш. С. 119—130. (Совместно с С. М. Щипаревым, О. В. Москалевой).

1991. Физиология роста и развития растений (Учебное пособие с грифом ГК СССР по народн. образованию). Л.: Изд-во Лениградск. ун-та. 240 с. (Совместно с Т. С. Саламатовой).

1992. Эндогенные фитогормоны этиолированных проростков кукурузы // Физиология растений. Т. 39. № 6. С. 1165—1174. (Совместно с А. В. Полевым).

1993. Влияние импульсного действия ауксина на биоэлектрическую реакцию отрезков колеоптилей кукурузы // Вестн. С.-Петербургск. ун-та. Сер. 3. Вып. 3. С. 83—87. (Совместно с М. Ф. Шишовой).

1994. Распространяющиеся биоэлектрические потенциалы у этиолированных проростков кукурузы // Вестн. С.-Петербургск. ун-та. Сер. 3. Вып. 4. С. 102—108. (Совместно с О. В. Танкелюн).

1995. Действие фитогормонов на биопотенциал и рост отрезков мезокотилей кукурузы // Вестн. С.-Петербургск. ун-та. Сер. 3. Вып. 1. С. 81—84. (Совместно с К. Б. Фроловым).

Изменения фосфорилирования липидов под действием ауксина // Физиология растений. Т. 42. № 6. С. 828—833. (Совместно с Н. Ф. Синютиной).

1996. Индуцируемое ауксином повышение протеинкиназной активности микросомальной фракции колеоптилей кукурузы // Физиология растений. Т. 43. № 2. С. 201—207. (Совместно с О. В. Танкелюн).

Mechanism of auxin action: second messengers // Plant hormone signal perception and transduction / Eds. by A. R. Smith et al. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 223—231. (Совместно с N. F. Sinyutina, T. S. Salamatova, N. I. Inge-Vechtomova, O. V. Tankelyun, E. I. Sharova, M. F. Shishova).

1997. Быстрая дистанционная передача сигнала о локальном стрессовом воздействии у проростков кукурузы // Физиология растений. Т. 44. № 5. С. 645—651. (Совместно с А. В. Полевым, О. В. Танкелюн).

Биоэлектропотенциал проростков кукурузы: градиенты и осцилляции // Вестн. С.-Петербургск. ун-та. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 95—99. (Совместно с Т. С. Саламатовой).

1998. Ауксинзависимый транспорт K^+ и Ca^{2+} через мембрану везикул плазмалеммы клеток колеоптилей // Физиология растений. Т. 45. № 1. С. 79—85. (Совместно с М. Ф. Шишовой, Н. И. Инге-Вечтомовой, К. А. Выхваловым, Е. Л. Рудашевской).

Механизм действия ауксина и его роль в системах регуляции и интеграции у растений // Вестн. С.-Петербургск. ун-та. Сер. 3. Вып. 2. № 10. С. 34—40.

1999. Активация ауксином транспорта Ca^{2+} через плазмалемму растительных клеток // Физиология растений. Т. 46. № 5. С. 1—9. (Совместно с М. Ф. Шишовой, С. Линдберг).

Рост и деление клеток мезокотилей проростков *Zea mays* (*Poaceae*) в темноте и при освещении красным светом // Бот. журн. Т. 84. № 6. С. 59—63. (Совместно с К. Б. Фроловым, Н. П. Демченко).

Электроосмос в тканях растений // Вестн. С.-Петербургск. ун-та. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 74—76. (Совместно с Т. Е. Биловой).

2000. Топография поверхностных биоэлектропотенциалов у растений // Вестн. С.-Петербургск. ун-та. Сер. 3. Вып. 4 (24). С. 39—44. (Совместно с Т. С. Саламатовой).

2001. Индукция ауксином электрофизиологических градиентов в осевых органах растений // Докл. Академии наук. Т. 377. № 2. С. 270—272. (Совместно с Е. Р. Тараховской).

Практикум по росту и устойчивости растений / Под ред. В. В. Полевого, Т. В. Чирковой. СПб.: Изд-во С.-Петербургск. ун-та. 200 с. (Совместно с Т. В. Чирковой, Л. А. Лутовой и др.).

Физиология целостности растительного организма // Физиология растений. Т. 48. № 4. С. 631—643.

2002. Живое состояние клетки и биология старения. СПб.: Изд-во С.-Петербургск. ун-та. 12 п. л. (Монография, в печати; совместно с Т. С. Саламатовой).

Рецепция и трансдукция сигналов у растений. СПб.: Изд-во С.-Петербургск. ун-та. 15 п. л. (Монография, в печати; совместно с М. Ф. Шишовой, О. В. Танкелюн).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.553

© В. Б. Мартыненко,[1] Л. Г. Наумова[2]

М. Х. АХТЯМОВ. ЦЕНОТАКСОНОМИЯ ПРИРУСЛОВЫХ ИВОВЫХ, ИВОВО-ТОПОЛЕВЫХ И УРЕМНЫХ ЛЕСОВ ПОЙМЫ РЕКИ АМУР ВЛАДИВОСТОК: ДАЛЬНАУКА, 2001. 138 С.

V. B. MARTYNENKO, L. G. NAUMOVA. *M. Kh. AKHTYAMOV.* COENOTAXONOMY OF WILLOW, WILLOW-POPLAR AND UREMA FORESTS OF THE AMUR RIVER FLOOD PLAIN. VLADIVOSTOK: DALNAUKA, 2001. 138 P.

[1] Институт биологии УНЦ РАН
450054 Уфа, пр. Октября, 69
Факс (3472) 35-62-47
E-mail-Seryam@anrb.ru
[2] Башкирский государственный педагогический университет
450000 Уфа, ул. Октябрьской революции, 3а

Поступила 27.11.2001

Автор книги — М. Х. Ахтямов с начала 1970-х годов целенаправленно изучал растительность пойм Дальнего Востока (вначале луговую, а затем и древесно-кустарниковую). Результаты синтаксономического изучения лугов были обобщены ранее (Ахтямов, 1995).[3] В рецензируемой книге (отв. редактор Б. М. Миркин) автор подвел итог синтаксономическому изучению прирусловых лесов — ивняков, тополевников и «урем». Давая книге в целом высокую оценку, с самого начала следует признать неудачным введение нового термина «ценотаксономия», который повторяет уже распространившийся интернациональный термин «синтаксономия».

В кратком «Введении» (с. 5—8) Ахтямов указывает на большую экосистемную роль пойменных ивняков, которые выступают стабилизаторами процессов размыва берегов. Специально рассматривается роль пожаров, которые особенно губительны для молодых ивняков, представляющих первые стадии «ступенчато-разновозрастных насаждений», однако сведений ни о частоте пожаров, ни о причине их возникновения не дается. К слову, в синтаксономических разделах книги автор не указывает связи синтаксонов со стадиями послепожарных восстановительных сукцессий. Ивняки он рассматривает как «транзитные экосистемы» (но определение этого термина не приводит, можно полагать, что это синоним «серийных сообществ»). Особенностями сообществ ивняков Ахтямов считает «примитивность структурного сложения, низкоорганизованность состава вследствие слабого развития горизонтальных связей и мало-специализированных вертикальных отношений между популяциями» (с. 6). В своей монографии Ахтямов ставит задачи «дать начальные сведения о фитосоциологии прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы Амура с целью представления их фитоценотического разнообразия на всем протяжении реки, от слияния рек Шилка и Аргунь и до устья; обобщить в установленных синтаксонах сведения по синморфологии, синэкологии, синдинамике и синхорологии сообществ; а также составить представление об их месте среди аналогов в Евразии» (с. 7).

В основу монографии положены 400 геоботанических описаний.

---

[3] Цитированные автором работы в библиографию к рецензии не вошли.

Глава 1 «Особенности формирования видового состава прирусловых ивовых и ивово-тополевых лесов» (с. 9—19) отличается неформальностью содержания и хорошо «нацелена» на использование флоры как критерия экологической классификации. Автор начинает анализ с характеристики таксономического состава флоры, который достаточно беден. В составе флоры 297 видов сосудистых растений (наверняка, в исследованных лесах были и мхи, но они автором не изучались). Он подчеркивает низкую ценотическую специфичность ценофлоры прирусловых лесов, которые обнаруживают самые тесные связи не только с луговой флорой, но и с рудеральными флорами (сообществ вдоль дорог, на залежах и в населенных пунктах). Автор анализирует фитоценотический состав этой флоры по соотношению 15 эколого-фитоценотических групп, по спектру жизненных форм К. Раункиера, по составу географических элементов. В целом обзор выполнен очень основательно, однако, к сожалению, из поля зрения автора выпал фитосоциологический анализ (т. е. представленность видов, афинных разным высшим единицам системы Браун-Бланке). Перспективность этого подхода была показана Б. М. Миркиным и Л. Г. Наумовой (1998). Некоторые рисунки неудачны по форме и труднопонимаемы. Традиционная форма «пирога» (1.2), использованная для характеристики спектра географических элементов, более удачна.

Глава 2 «Характеристика аллювиальных ив» (с. 20—29) имеет аутэкологическое содержание и включает достаточно детальную характеристику биологии, географии и экологии основных ив-ценообразователей (*Salix rorida*, *S. kangensis*, *S. schwerinii*, *S. nipponica*, *S. udensis*, *S. miyabeana*, *S. pierotii*).

Глава 3 «Обзор синтаксономии прирусловых лесов» (с. 30—34) начинается с анализа опыта синтаксономии пойменных лесов в Центральной Европе (класс Salicetea purpureae Moor 1958), в Монголии (Миркин и др., 1986, 1992) и в Восточной Сибири — в пойме Оби (Таран, 1993). В заключении главы автор формулирует свое видение особенностей классификации прирусловых лесов Амура. Он пишет: «Эффективность использования эколого-флористических критериев при классификационной процедуре снижается в связи со слабой ассоциированностью флористического состава, во многом случайным характером подбора видов, относительной независимостью формирования состава травяного покрова и древесно-кустарникового ярусов, быстрыми темпами прохождения травянистой, кустарниковой и древесной стадий при чрезвычайной динамичности экофона. В таких условиях наблюдаемые сходство и различие этих сообществ определяются, главным образом, особенностями древесного полога, его развитием во времени. Поэтому значимость физиономических критериев, т. е. большей или меньшей однородности строения доминирующего древесного полога (Колесников, 1937), при классификации сообществ повышается» (с. 33—34). Рецензенты не вполне согласны с этим утверждением. Как показывает анализ таблиц видового состава ивняков, в напочвенном покрове динамические стадии процессов в прирусловой пойме отражаются достаточно ярко. И, видимо, этим видам, а не доминантам — ивам, во многих случаях надо было отдать предпочтение как классификационным критериям.

Глава 4 «Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых лесов поймы реки Амур» (с. 35—112) — основная в монографии. В ее названии есть новый термин «ценотаксономия», о нецелесообразности использования которого уже говорилось. В целом глава полностью соответствует требованиям эколого-флористической классификации.

Она открывается продромусом, в составе которого один новый класс (Salicetea schwerinii Acht. cl. nova), выделенный как викариант к Центрально-Европейскому Salicetea purpureae Moor 1958, что с точки зрения рецензентов вполне оправдано: флористический состав дальневосточных ивово-тополевых лесов достаточно своеобразен. В классе 3 порядка, 1 из которых — Salicetalia schwerinii Acht. ord. nova — новый, 2 — Salicetalia miyabeanae Mirk. et al. 1986 и Populetalia laurifolio-suaveolentis Mirk. et al. 1986 — были установлены в Монголии. Из союзов — 3 новых (Salicion schwerinii Acht. all. nova, Salicion pierotii Acht. all. nova, Salicion miyabeanae Acht.

all. nova) и 1 — также «монгольский» (Populion suaveolentis Mirk. et al. 1986). Все ассоциаций (их 8) — новые. Большинство ассоциаций разделено на субассоциации (до 9). В тексте характеризуются синморфологические, синэкологические и синдинамические признаки синтаксонов. Последнее особенно важно, если учесть интенсивно протекающие сукцессии в прирусловой пойме. Приведены синоптические таблицы ассоциаций, характеризующие таблицы субассоциаций.

В целом все это очень информативно и позволяет использовать опубликованные данные для дальнейших обобщений. Однако у рецензентов есть несколько замечаний принципиального характера.

1. Высшие единицы, которые предложил Б. М. Миркин, не были валидно опубликованы, и поэтому автор имел все права для того, чтобы их валидизировать, и, соответственно, указать первого автора в скобках. Это требование «Кодекса фитосоциологической номенклатуры».

2. Ассоциации ивняков выделены в слишком широком объеме и их, видимо, нужно разбить на более дробные единицы того же ранга. Так, достаточно сильные диагностические комбинации имеют субасс. alopecuretosum longiaristati в асс. Salicetum schwerinii Acht. ass. nova, субасс. aceretosum ginnalae в асс. Salicetum pierotii Acht. ass. nova. По существу ассоциации Ахтямова оказываются формациями в традиционной доминантной трактовке синтаксонов.

3. Совершенно необходима обзорная синоптическая таблица для каждого порядка и для всего класса. Без этого крайне трудно воспринимаются флористические различия синтаксонов. При наличии такой таблицы стало бы очевидным, что использовать как критерии выделения ассоциаций доминантные виды ив целесообразно не всегда.

4. Нельзя использовать форму кривых при сравнительной характеристике показателей флористического состава разных синтаксонов. Необходимо использовать другие формы иллюстраций, например столбчатые диаграммы.

В главе 5 «Уремные и кустарниковые сообщества» (с. 113—122) приведены характеристики ассоциаций сообществ «уремы», т. е. густых зарослей кустарников и невысоких деревьев при некотором ослаблении влияния факторов поймы (в первую очередь аллювиальности). Автор считает их аналогом союза Alno-Padion Knapp 1942, но на данном этапе воздерживается от их привязки к конкретным высшим единицам системы растительности Дальнего Востока. В рамках 2 сообществ (по существу формаций *Padus asiatica* и *Spiraea salicifolia*) он рассматривает соответственно 2 новые ассоциации — Malo baccatae-Padetum asiaticae и Spiraetum salicifoliae.

Общая оценка монографии М. Х. Ахтямова высокая, это бесспорный вклад в развитие синтаксономии нашей страны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.

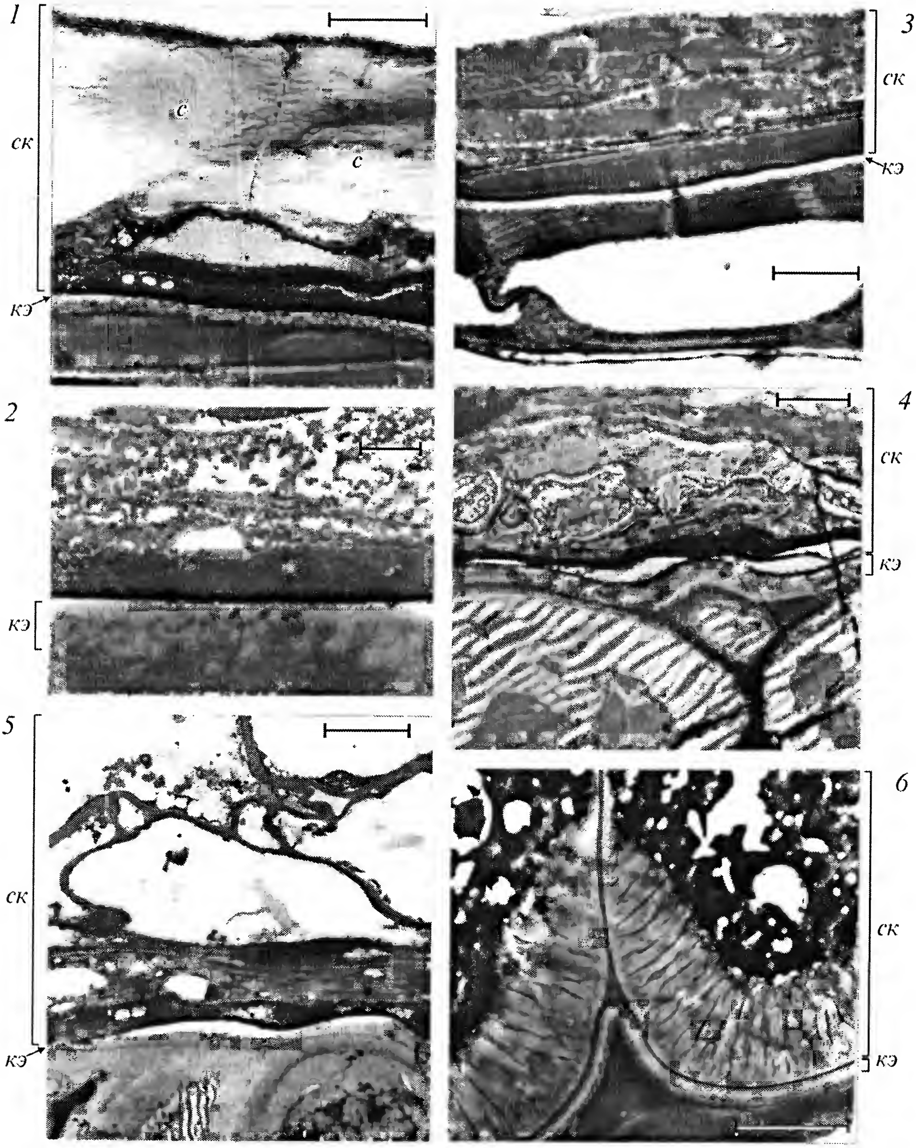


Таблица I. Фрагменты поперечных срезов диаспор на границе семенной кожуры и эндосперма.

1 — семенная кожура и эндосперм *Veronica chamaedris*; *2* — то же, кутикула эндосперма; *3—6* — фрагменты семенной кожуры и эндосперма: *Artemisia commutata* (*3*), *Tribeles australis* (*4*), *Alseuosmia macrophylla* (*5*), *Plantago montana* (*6*). *кэ* — кутикула эндосперма, *с* — слизесодержащая клетка, *ск* — семенная кожура. Масштабная линейка: *1*, *5* — 10 мкм, *3*, *4* — 5 мкм, *6* — 3 мкм, *2* — 1 мкм.

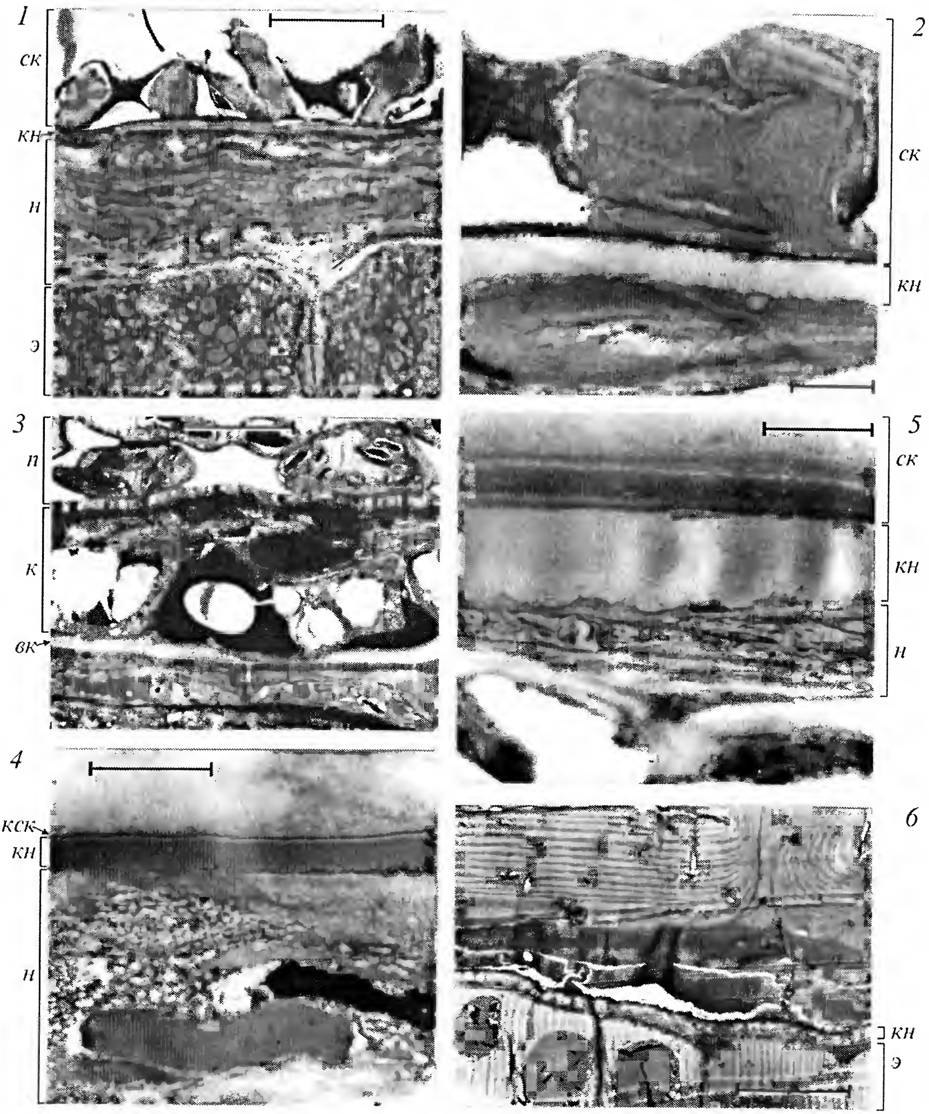


Таблица II. Фрагменты поперечных срезов диаспор на границе семенной кожуры и эндосперма.

1 — граница семенной кожуры и нуцеллуса *Alcea rhyticarpa*; *2* — то же, кутикула нуцеллуса; *3* — часть поперечного среза не полностью зрелой зерновки *Festuca pratensis*; *4* — то же, граница между кутикулами семенной кожуры и нуцеллуса: *5* — кутикула между семенной кожурой и нуцеллусом *Urtica pilulifera*; *6* — кутикула нуцеллуса *Maoutia puya*. *вк* — внутренняя кутикула, *к* — семенная кожура, *кн* — кутикула нуцеллуса, *кск* — кутикула семенной кожуры, *п* — перикарпий, *н* — нуцеллус, *э* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *3*, *6* — 10 мкм, *1* — 5 мкм, *2*, *4*, *5* — 1 мкм.

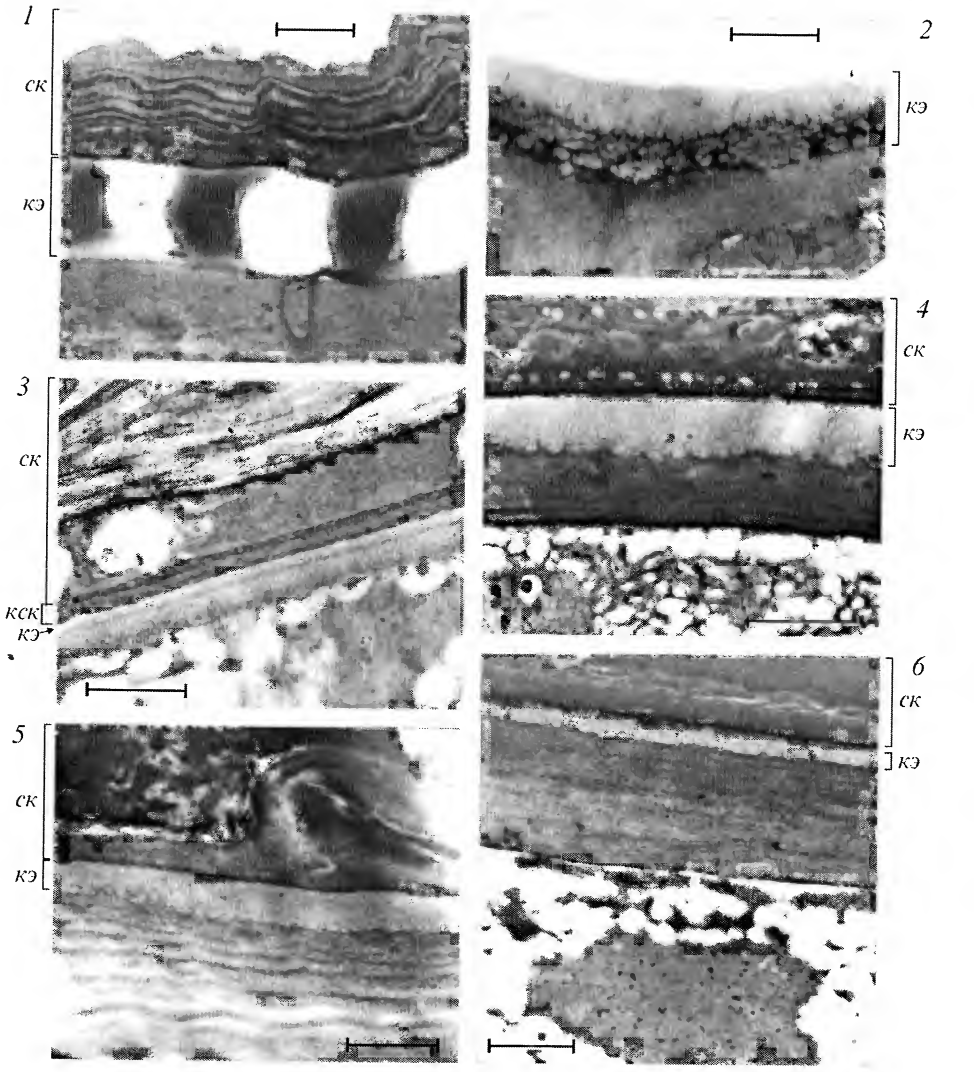


Таблица III. Структурные типы кутикулы.

1 — гомогенный (*Utricularia bifida*), *2* — гомогенно-дендроидный (*Oxalis carnosa*); *3—6* — ретикулярный: *Calogyne berardiana* (*3*), *Goodenia pinnatifida* (*4*), *Erysimum hieracifolium* (*5*, *6*). Остальные обозначения те же, что и в табл. I, II. Масштабная линейка: *1—6* — 1 мкм.

К с. 10

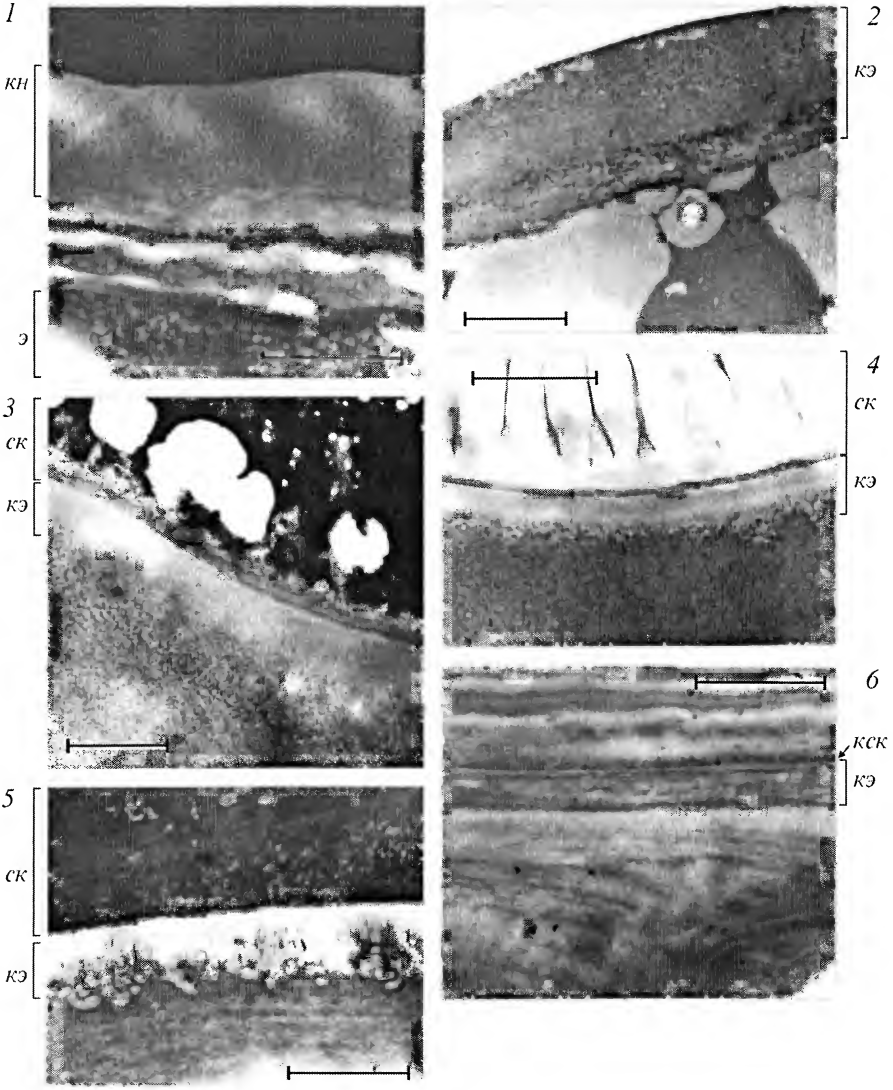


Таблица IV. Структурные типы кутикулы.

1—4 — ретикулярный: *Oxyria digyna* (*1*), *Hugonia mystax* (*2*), *Plantago cynops* (*3*), *P. montana* (*4*); *5* — дендроидно-альвеолярный (*Viburnum opulus*); *6* — ламеллярный (*Paeonia hybrida*). Обозначения те же, что и в табл. I, II. Масштабная линейка: *1—6* — 1 мкм.

К ст. Е. А. Мирославова и Н. К. Котеевой, с. 41

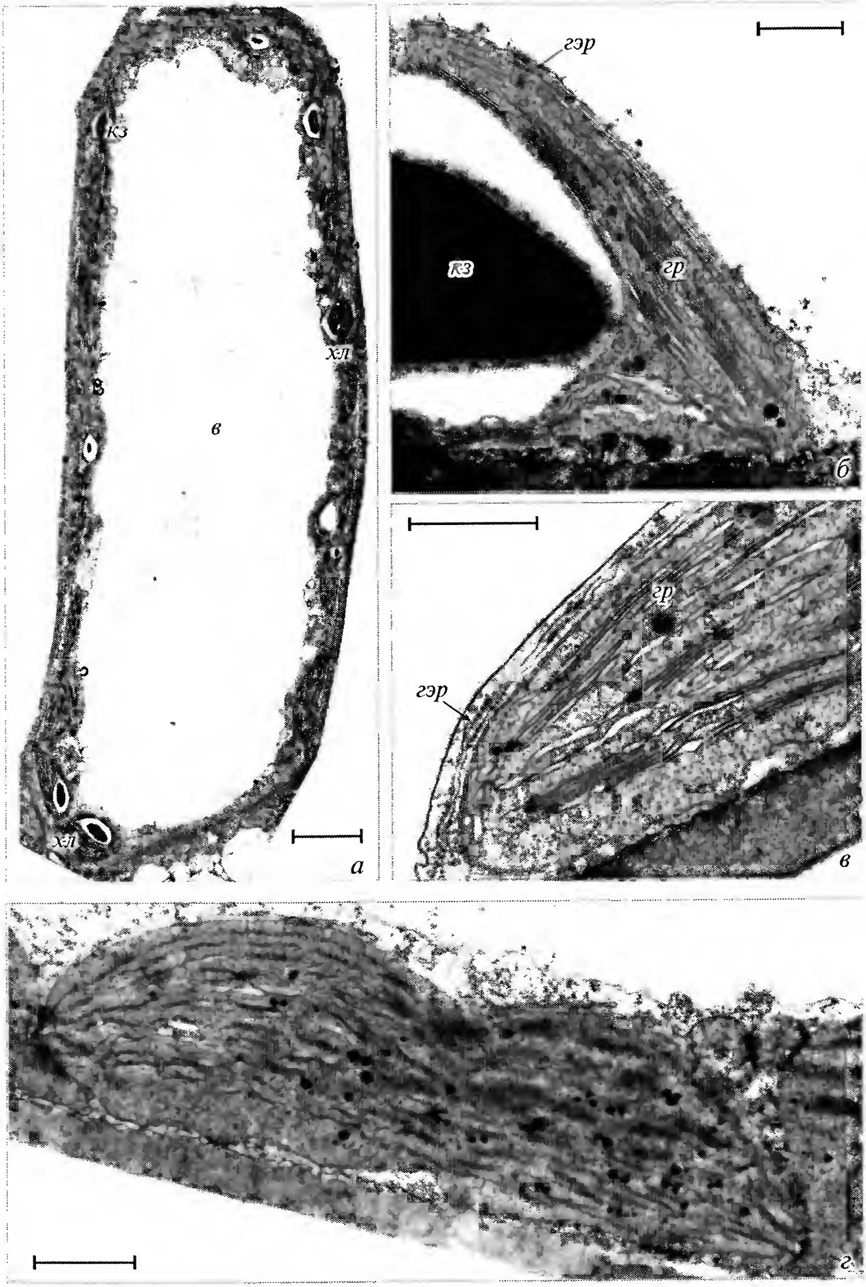


Таблица I. Фрагменты клеток мезофилла *Taxus cuspidata*, произрастающего в открытом грунте (*а*, *в*, *г*) и оранжерее (*б*).

а—в — июнь; *г* — делящийся хлоропласт, сентябрь. *в* — вакуоль; *гр* — грана; *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *кз* — крахмальное зерно; *хл* — хлоропласт. Масштабная линейка: *а* — 5 мкм; *б*, *в* — 0.5 мкм; *г* — 1 мкм.

К с. 44

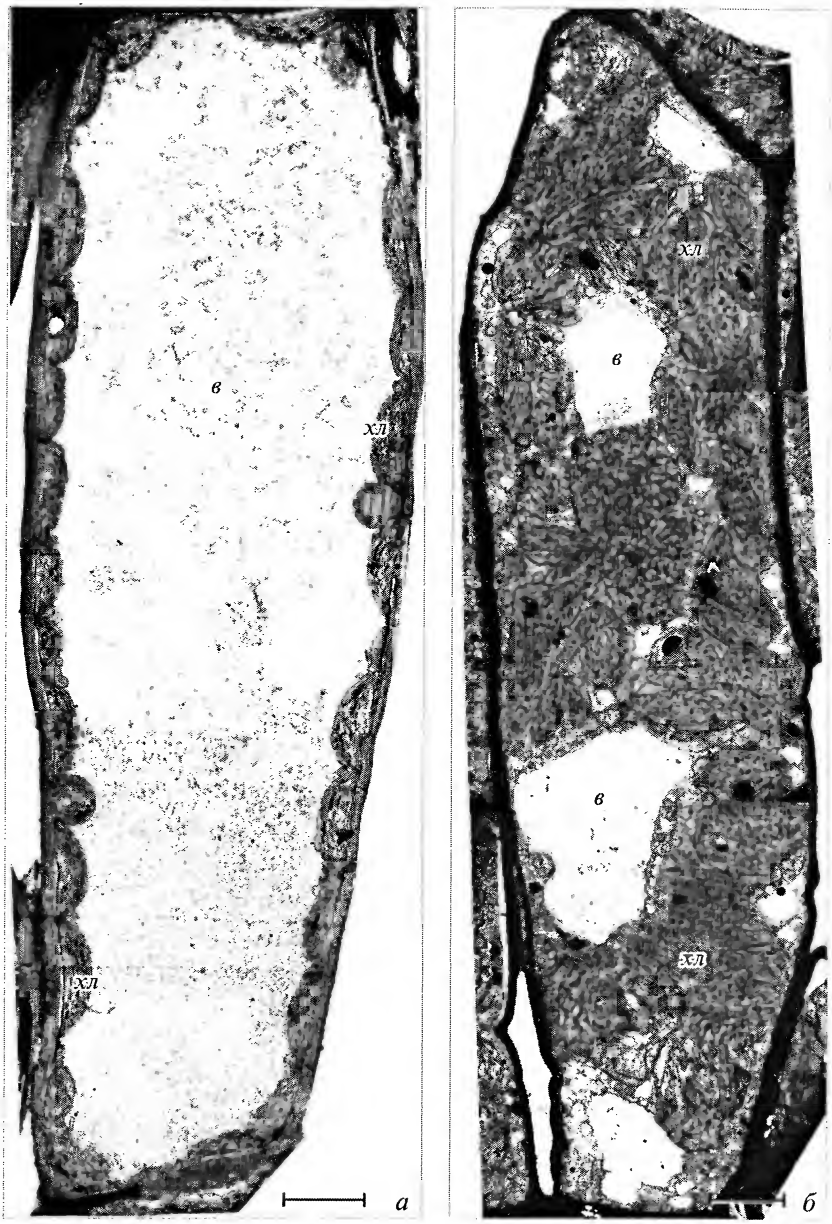


Таблица II. Клетки мезофилла *Taxus cuspidata*, произрастающего в оранжерее (*а*) и открытом грунте (*б*), январь.

в — вакуоль; *хл* — хлоропласт. Масштабная линейка: *а*, *б* — 5 мкм.

К с. 44

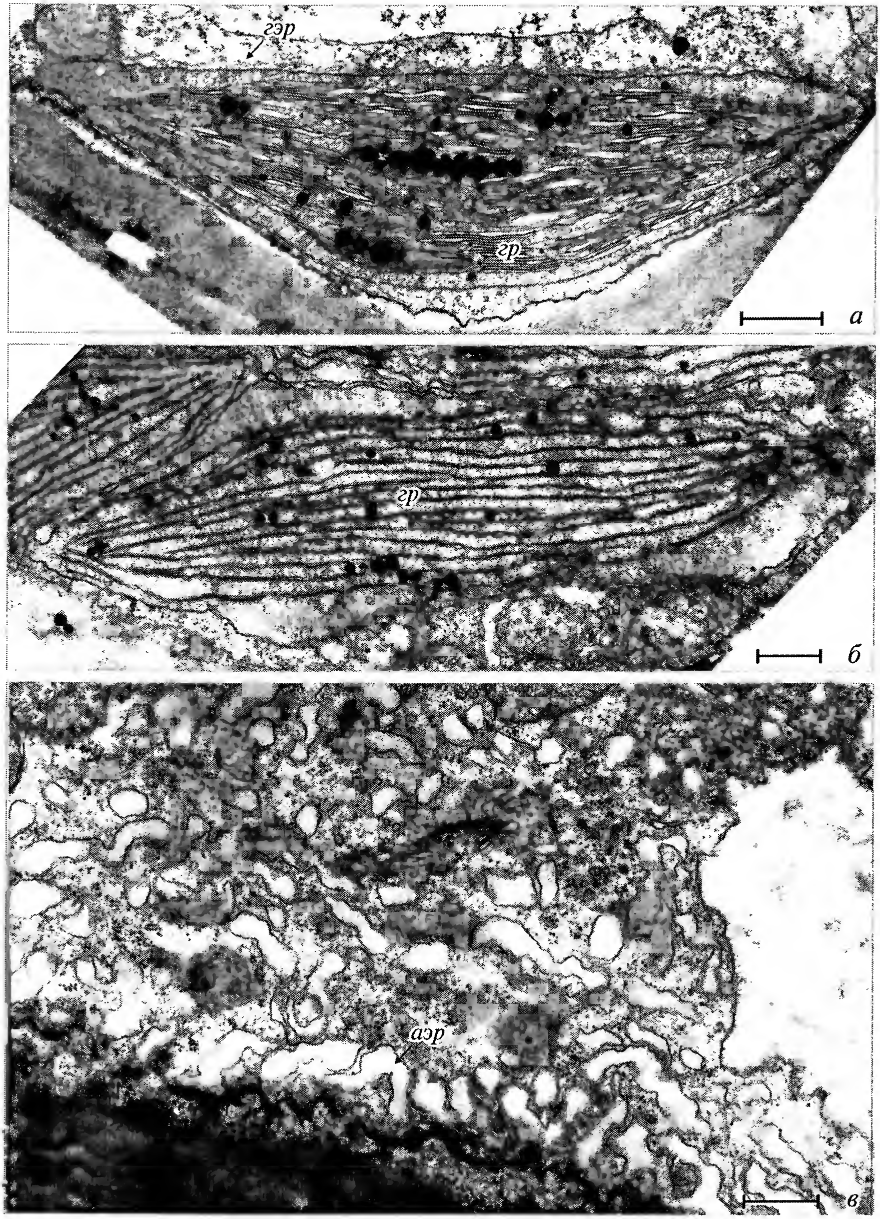


Таблица III. Фрагменты клеток мезофилла *Taxus cuspidata*, произрастающего в оранжерее (*а*) и открытом грунте (*б*, *в*), январь.

аэр — агранулярный эндоплазматический ретикулум; *гр* — грана; *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум. Масштабная линейка: *а*—*в* — 0.5 мкм.

К с. 44

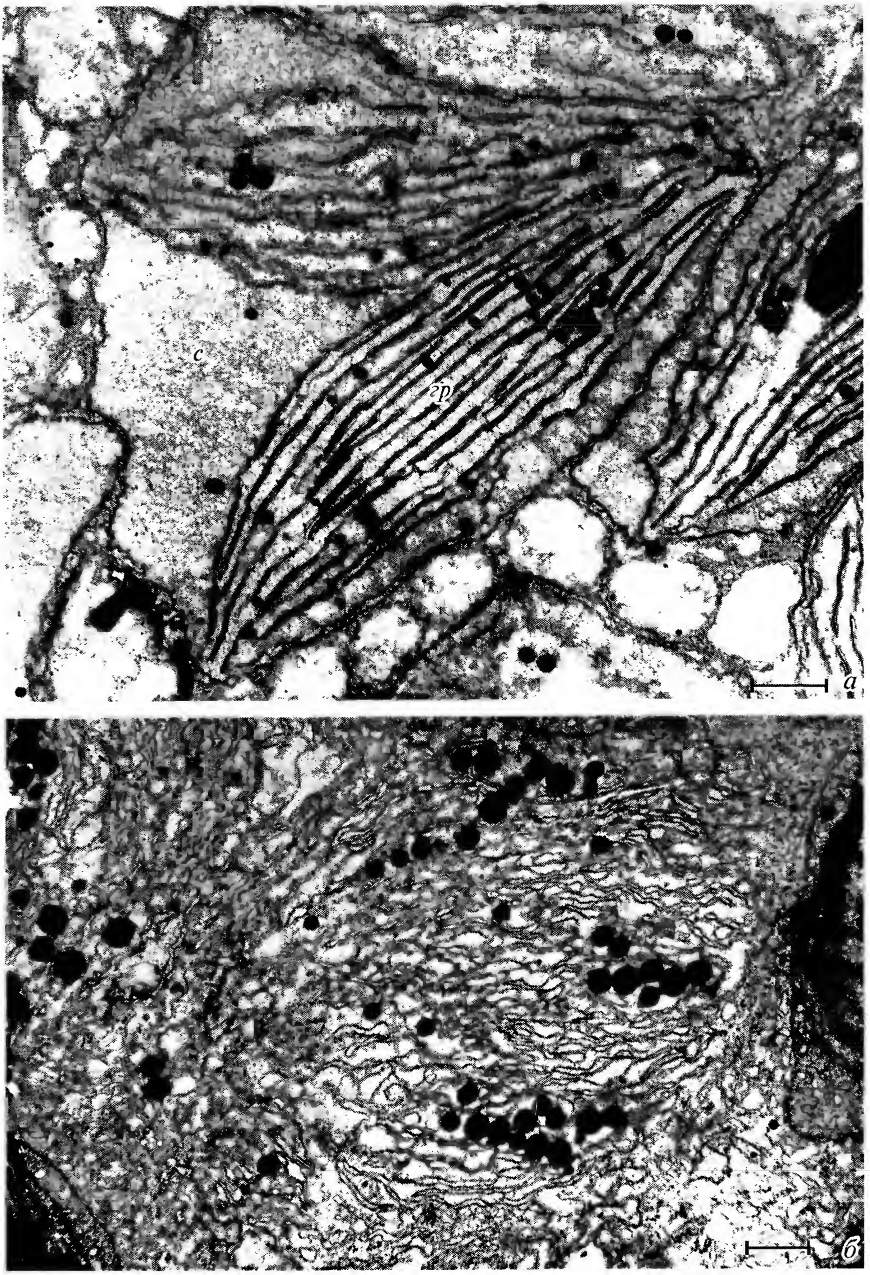


Таблица IV. Сливающиеся хлоропласты (*а*) и разрушающийся хлоропласт (*б*) клеток мезофилла *Taxus cuspidata*, произрастающего в открытом грунте, январь.

гр — грана; *с* — строма. Масштабная линейка: *а* — 0.5 мкм, *б* — 0.25 мкм.

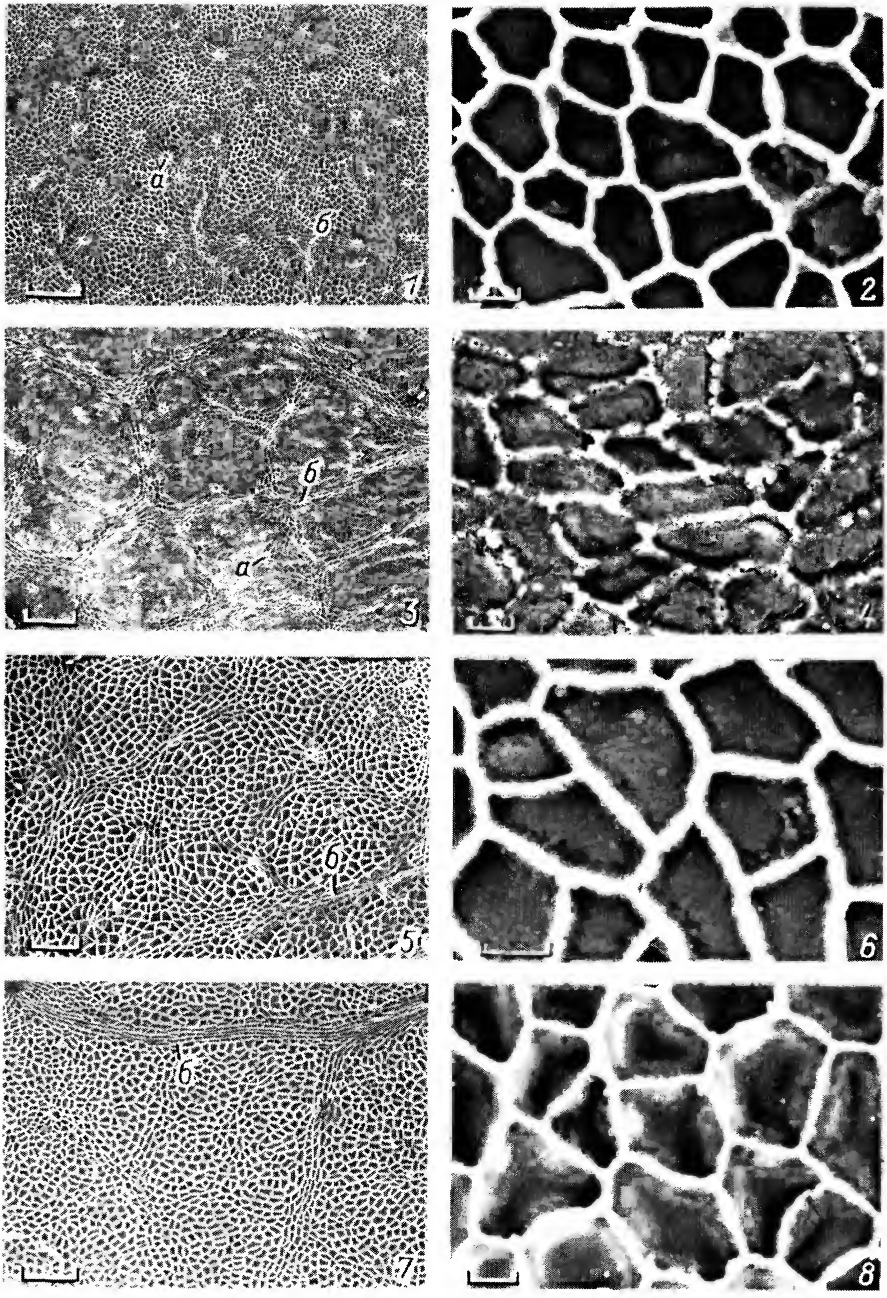


Таблица I. Участки верхней эпидермы *Engelhardia* (СЭМ).

1, 2 — *E. subsimplicifolia*: *3. 4* — *E. spicata*; *5, 6* — *E. colebrookeana*: *7, 8* — *E. serrata*. *а* — основание пельтатного волоска, *б* — клетки над жилками последнего порядка. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 7* — 100 мкм; *2, 4, 6, 8* — 10 мкм.

К с. 65

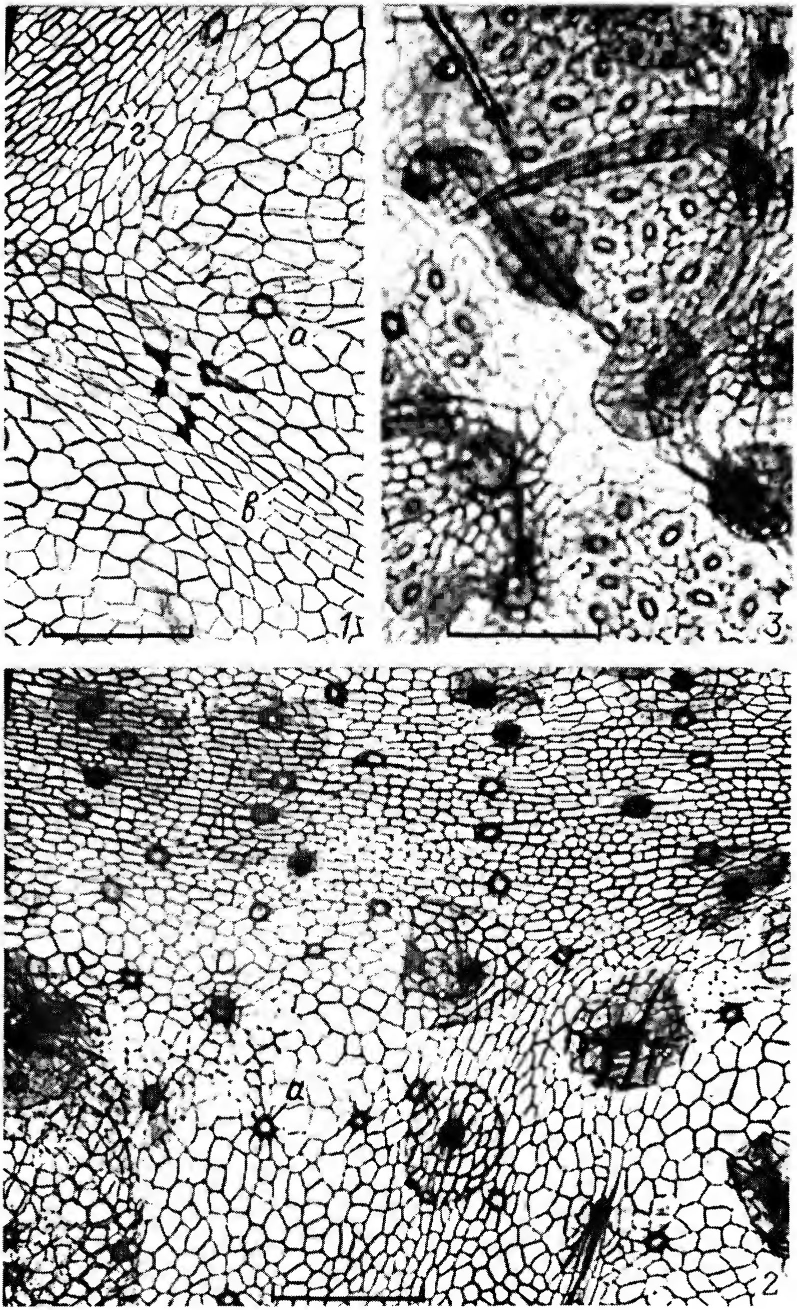


Таблица II. Участки верхней эпидермы *Engelhardia colebrookeana* (*1*) и *E. subsimplicifolia* (*2*) и нижней эпидермы *E. colebrookeana* с пельтатными и простыми волосками (*3*) (СМ).

в — клетки над третичными жилками; *г* — клетки над вторичными жилками. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *1—3* — 100 мкм.

К с. 65

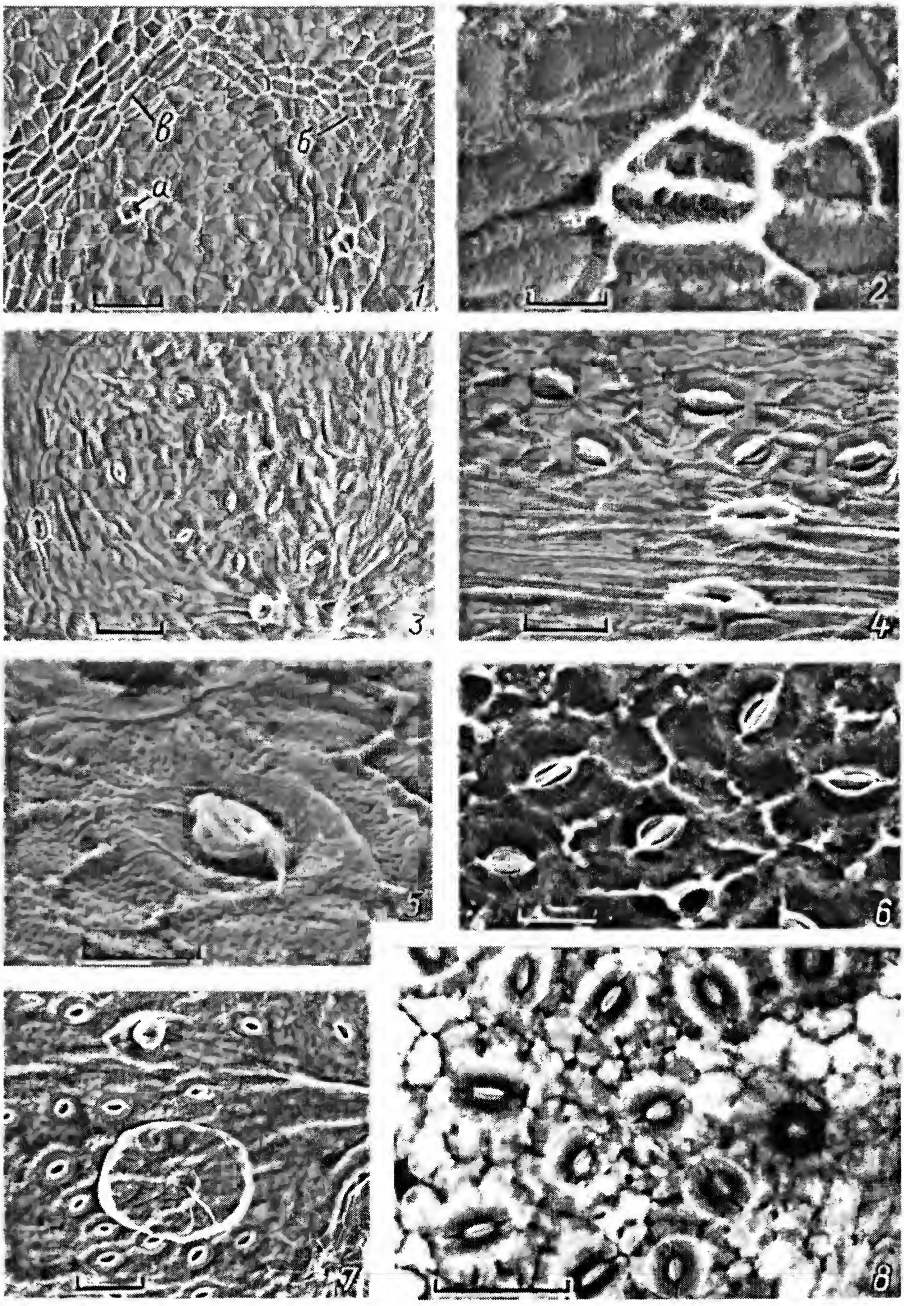


Таблица III. Участки эпидермы.

1—4 — ***Engelhardia spicata*** (*1*, *2* — участок верхней эпидермы; *3*, *4* — нижней эпидермы; СЭМ); *6—8* — ***E. colebrookeana*** (*6* — вид изнутри, *7* — вид сверху; *6*, *7* — СЭМ, *8* — СМ). Обозначения те же, что и в табл. I, II. Масштабная линейка: *8* — 50 мкм; *1*, *3*, *7* — 40 мкм; *4*, *6* — 20 мкм; *2*, *5* — 10 мкм.

К с. 65

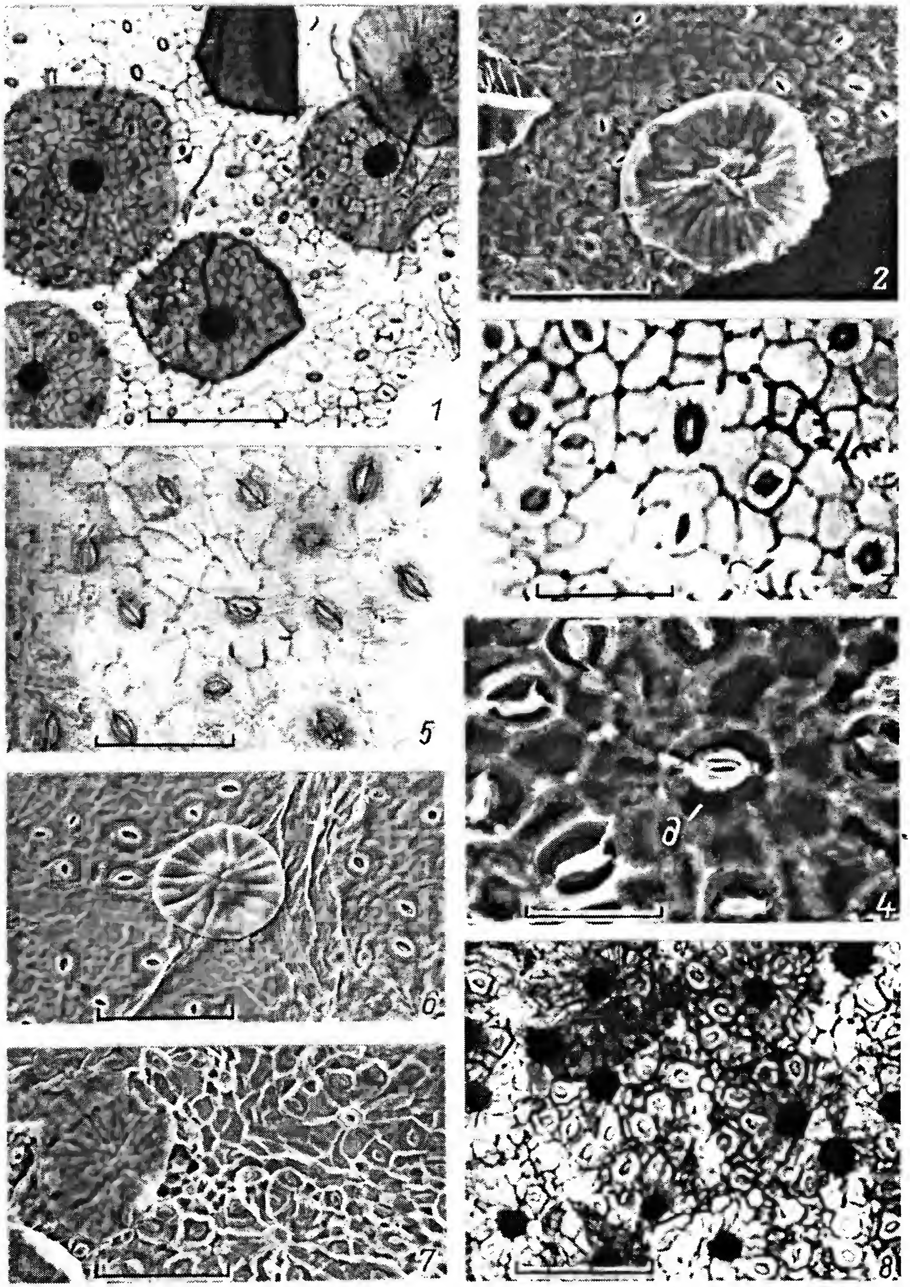


Таблица IV. Участки нижней эпидермы *Engelhardia.*

1—4 — *E. serrata* (*4* — вид изнутри); *5*, *6* — *E. spicata* (вид изнутри и сверху); *7* — *E. subsimplicifolia* (вид сверху); *8* — *E. rigida*. *д* — гидатоды. *1*, *3*, *5*, *8* — СМ; *2*, *4*, *6*, *7* — СЭМ. Масштабная линейка: *1*, *3*, *5*, *8* — 50 мкм ; *2*, *4*, *6*, *7* — 80 мкм.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 7)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Cleistogenes nedoluzhkoi Tzvel. **sp. nov.** 113
Cotoneaster nedoluzhkoi Tzvel. **sp. nov.** 115
Kosopoljanskia hebecarpa Pimenov et Kamelin **sp. nov.** 110
Sarawakodendroideae Savinov et Melikian **subfam. nov.** 109

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2002. VOL. 87. N 7) Page

Yakovleva O. V. On the inner cuticle of angiospermous seeds 1
Malyshev L. I. Modeling of floristic division of Europe by cluster analysis 16

COMMUNICATIONS 34

Sedova T. V. Mitosis in species of *Chlorococcum* (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) with ellipsoidal zoospores 34
Miroslavov E. A., Koteyeva N. K. Characteristics of seasonal dynamics of mesophyll cell ultrastructure in *Taxus cuspidata* (*Taxaceae*) grown out- and indoors 40
Nikitin V. V. Application of features of leaf anatomy in taxonomy of East European and Caucasian species of the genus *Viola* (*Violaceae*) 49
Iljinskaja I. A. Leaf epidermis micromorphology of *Engelhardia* s. str. (*Juglandaceae*) . . . 63
Volkova S. A., Gorovoy P. G. Fruit morphology in the genus *Bupleurum* (*Umbelliferae*) of the Russian Far East 68
Smagin V. A. On vegetation of West Siberian aapa-mire 74
Osipov S. V. Shrubberies of the upper part of the Bureinskoye Highland (Far East) 76
Andreev A. A., Klimanov V. A., Sulerzhitsky L. D. History of vegetation and climate of Central Yakutia during the Late Glacial and Holocene 86

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 99

Orlova L. V. Taxonomical review of the family *Pinaceae* in the Caucasus 99
Savinov I. A. *Sarawakodendroideae* — a new subfamily from *Celastraceae* family 108
Kamelin R. V., Pimenov M. G. New species of the genus *Kosopoljanskia* (*Apiaceae*) 110
Tzvelev N. N. Two new species of vascular plants from the Far East 113

FLORISTIC FINDINGS 118

Schmarajeva A. N., Schischlova Z. N., Dorofeyev V. I., Burkina T. M. New data on the flora of the Lower Don 118
Arnautov N. N. New species of *Aspidistra* (*Convallariaceae*) for flora of Vietnam 123

JUBILEES AND MEMORIAL DATES 126

Sytin A. K., Rebristaya O. V., Khodachek E. A. Boris Aleksandrovich Yurtsev (on the 70-years anniversary) 126

OBITUARIES 145

Kamelin R. V. In memoriam: Yuri Leonardovich Menitsky (1937—2001) 145
Semikhatova O. A., Maslova T. G., Vassilyev A. E., Sherstnyova O. A. Vsevolod Vladimirovich Polevoi (21.01.1931—18.07.2001) 151

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 157

Martynenko V. B., Naumova L. G. *M. Kh. Akhtyamov.* Coenotaxonomy of willow, willow-poplar and urema forests of the Amur River flood-plain. Vladivostok: Dalnauka, 2001. 138 p. 157
Index of new plant names 160

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. Т. 87. № 7) Стр.

Яковлева О. В. О внутренней кутикуле семян покрытосеменных растений 1
Малышев Л. И. Моделирование флористического деления Европы с помощью кластерного анализа 16

СООБЩЕНИЯ 34

Седова Т. В. Митоз у видов *Chlorococcum* (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) с эллипсоидной формой зооспор 34
Мирославов Е. А., Котеева Н. К. Характеристика сезонной динамики ультраструктуры клеток мезофилла *Taxus cuspidata* (*Taxaceae*), произрастающего в открытом и закрытом грунте 40
Никитин В. В. Применение анатомических признаков листа в систематике восточноевропейских и кавказских представителей рода *Viola* (*Violaceae*) 49
Ильинская И. А. Микроморфология эпидермы листьев *Engelhardia* s. str. (*Juglandaceae*) 63
Волкова С. А., Горовой П. Г. Морфология плодов видов *Bupleurum* (*Umbelliferae*) российского Дальнего Востока 68
Смагин В. А. О растительности западно-сибирского аапа-болота 74
Осипов С. В. Кустарниковые сообщества верхней части Буреинского нагорья (Дальний Восток) 76
Андреев А. А., Климанов В. А., Сулержицкий Л. Д. История растительности и климата Центральной Якутии в позднеледниковье и голоцене 86

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 99

Орлова Л. В. Таксономический обзор семейства *Pinaceae* Кавказа 99
Савинов И. А. *Sarawakodendroideae* — новое подсемейство семейства *Celastraceae* 108
Камелин Р. В., Пименов М. Г. Новый вид рода *Kosopoljanskia* (*Apiaceae*) 110
Цвелёв Н. Н. Два новых вида цветковых растений с Дальнего Востока 113

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 118

Шмараева А. Н., Шишлова Ж. Н., Дорофеев В. И., Буркина Т. М. Новые материалы к флоре Нижнего Дона 118
Арнаутов Н. Н. Новые виды *Aspidistra* (*Convallariaceae*) для флоры Вьетнама 123

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 126

Сытин А. К., Ребристая О. В., Ходачек Е. А. Борис Александрович Юрцев (к 70-летию со дня рождения) 126

ПОТЕРИ НАУКИ 145

Камелин Р. В. Памяти Юрия Леонардовича Меницкого (1937—2001) 145
Семихатова О. А., Маслова Т. Г., Васильев А. Е., Шерстнева О. А. Всеволод Владимирович Полевой (21.01.1931—18.07.2001) 151

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 157

Мартыненко В. Б., Наумова Л. Г. *М. Х. Ахтямов.* Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы реки Амур. Владивосток: Дальнаука, 2001. 138 с. 157
Указатель новых названий растений 160

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 7. 1—160.